

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

2

ФЕВРАЛЬ



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1978

*Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко (главный редактор), Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин (секретарь), С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин (зам. главного редактора), В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), D. V. Lebedev, H. G. Levin (Secretary), S. J. Lipschitz, B. N. Norin (Associate Editor), V. M. Poniatskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan, A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev (Associate Editor), B. A. Yurtsev, O. V. Zалensky.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. З. Петрова* и *Г. В. Семерикова*

Сдано в набор 03.11.77. Подписано к печати 23.01.78. М-20035. Формат 70×108¹/₁₆. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9¹/₂ + 4 вкл. [(1¹/₂ печ. л.)] = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.56. Тираж 2937. Тип. зак. № 891.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1 «Ботанический журнал», тел. 218-36-12

1-я типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.992 : 581.412 : 581.9 : 005

Т. В. Шулькина

**ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ В СЕМЕЙСТВЕ
CAMPANULACEAE JUSS.,
ИХ ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ
И СВЯЗЬ С ТАКСОНОМИЕЙ**

T. V. S H U L K I N A. LIFE FORMS IN CAMPANULACEAE JUSS., THEIR GEOGRAPHICAL
DISTRIBUTION AND CONNECTION WITH TAXONOMY

Семейство *Campanulaceae* имеет обширный ареал, в пределах которого выделяются три центра распространения родов: Средиземноморье, Южная Африка, Восточная Азия. В семействе имеются почти все типы жизненных форм, выделенные И. Г. Серебряковым. Из 50 известных сейчас родов семейства большинство является многолетними травянистыми растениями, 13 родов представлено полностью или частично древесными и полудревесными жизненными формами, а в восьми родах содержатся однолетники. Древесные и полудревесные виды распространены в основном на океанических островах, на юге Африки и в сухих районах Средиземноморья. При всем многообразии жизненных форм выделено два основных типа побегов: безрозеточный и розеточный. Безрозеточные побеги отмечены у растений, принадлежащих к далекому друг от друга родам, занимающим часто изолированное положение в системе, что, по-видимому, свидетельствует о большей древности этой структуры. Близкие по системе Ан. А. Федорова роды имеют сходную модель ветвления побегов, образуя гомологические ряды. Хиатусы в рядах жизненных форм соответствуют хиатусам между систематическими группами.

Современная филогенетическая систематика растений опирается на данные многих областей ботаники, так как для выяснения родственных отношений между таксонами необходимо знание возможно большего числа разнородных признаков. В последние годы изучены жизненные формы многих групп растений. Систематики, однако, редко применяют данные по жизненным формам в качестве диагностических признаков. Это объясняется прежде всего изменчивостью жизненной формы, а также и трудностью изучения самих жизненных форм.

Широко известны факты изменения жизненной формы одного и того же вида в разных частях ареала и при интродукции. Однако возможность изменения жизненных форм не должна служить непреодолимым препятствием к использованию их в систематике, так как имеется много примеров изменения важных таксономических признаков, которые систематики широко применяют в качестве диагностических. Кроме того, понятие жизненной формы включает много признаков, но изменчивых в разной степени. Весьма вероятно, что можно выделить признаки жизненной формы, коррелятивно связанные с таксономическими признаками.

В предыдущем сообщении было показано многообразие жизненных форм видов рода *Campanula* L., являющегося типом семейства, и проведено сопоставление полученных групп жизненных форм с таксономической системой рода (Шулькина, 1977). Было показано, что в подсекциях рода, выделенных Ан. А. Федоровым (1957) по признакам цветка, собраны виды, имеющие одну схему ветвления побегов при значительном разнообразии их подземных органов. Следовательно, схема ветвления

побегов для видов рода *Campnulula* связана с таксономическими признаками, использованными при выделении подсекций.

Объектами данной работы являются представители различных родов сем. *Campnululaceae* Juss. s. str. В работе была предпринята попытка найти связь между жизненными формами или отдельными их признаками и таксономией семейства. Для этого необходимо было изучить жизненные формы входящих в него родов и полученные группы жизненных форм сопоставить с имеющимися системами семейства. Проведен анализ географического распространения родов семейства, для того чтобы выяснить наличие географической приуроченности разных жизненных форм.

Семейство *Campnululaceae* содержит около 50 родов и 800 видов и является самым обширным, а также и самым примитивным в порядке *Campnululales*. Как известно, Синнот и Бейли разбили все семейства двудольных на группы в зависимости от числового соотношения деревянистых и травянистых сочленов в семействе, называя их голоксилными (всцело-деревянистые), плексилными (преимущественно деревянистые), миксилными (в сравнимой степени деревянистые и травянистые), олигоксилными (преимущественно травянистые) и аксилными (всцело травянистые) (Sinnott, Bailey, 1914). Сем. *Campnululaceae* относят обычно к группе олигоксилных, не уточняя при этом числовое соотношение жизненных форм.

Для составления подробного биологического спектра семейства было проведено изучение жизненных форм живых растений, относящихся к 150 видам и 25 родам. Жизненные формы остальных 25 родов устанавливались по литературным данным и исследовались в гербарии.

В результате выяснилось, что жизненные формы видов, входящих в сем. *Campnululaceae*, чрезвычайно разнообразны. Подавляющее большинство видов и около 30 родов являются травянистыми многолетниками; 13 родов представлены полностью или частично древесными или полудревесными жизненными формами. Однолетники имеются в 8 родах, а в 4 есть травянистые лианы. Таким образом, в семействе выявляется четкое преобладание многолетних травянистых жизненных форм.

Общий ареал семейства, приводимый в литературе (Vester, 1940), показывает, что представители *Campnululaceae* встречаются повсюду, кроме самого крайнего Севера. Более детальное исследование дает возможность установить, что виды семейства, действительно, растут в самых разных районах суши, но встречаются отнюдь не равномерно. Картирование родовых ареалов позволило выделить районы, где сосредоточено наибольшее число колокольчиковых, и места, где представители семейства крайне малочисленны (рис. 1).¹

Бедны колокольчиковыми Австралия, Южная Америка (1—2 рода), Северная Америка (2—3 рода). Самыми богатыми, наоборот, являются 3 центра распространения семейства: I — Средиземноморская и Средне-европейская области (средиземноморский очаг) — около 20 родов, II — Восточноазиатская область и прилегающие к ней районы Бореальной и Центральноазиатской областей (азиатский очаг) — 14 родов, III — различные области, входящие в Южную Африку, включая Мадагаскар и Маскаренские о-ва (африканский очаг) — 16 родов.²

Каждый из этих очагов имеет свой специфический набор родов, и общих родов среди них очень мало. Род *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth является единственным родом, встречающимся во всех трех очагах (см. рис. 5). Распространение его в основном приурочено к южному полушарию. Набор его жизненных форм включает однолетники, разнообразные дву-

¹ При составлении ареалов кроме работ, упомянутых в тексте, использованы также работы следующих авторов: Ferr H. (1890), Schulz R. (1904), Nakai T. (1911), Collett H. (1921), Adamson R. S. (1953, 1954), Quezel P. (1953), Tsoong P. (1955), Shetler St. G. (1963), Rechinger K. (1964), Ohwi (1965), Badre F. et al. (1972), Hitchcock L., A. Cronquist (1973), Tutin T. O., V. H. Heywood (1975).

² Флористическое районирование дано по А. И. Толмачеву (1974).

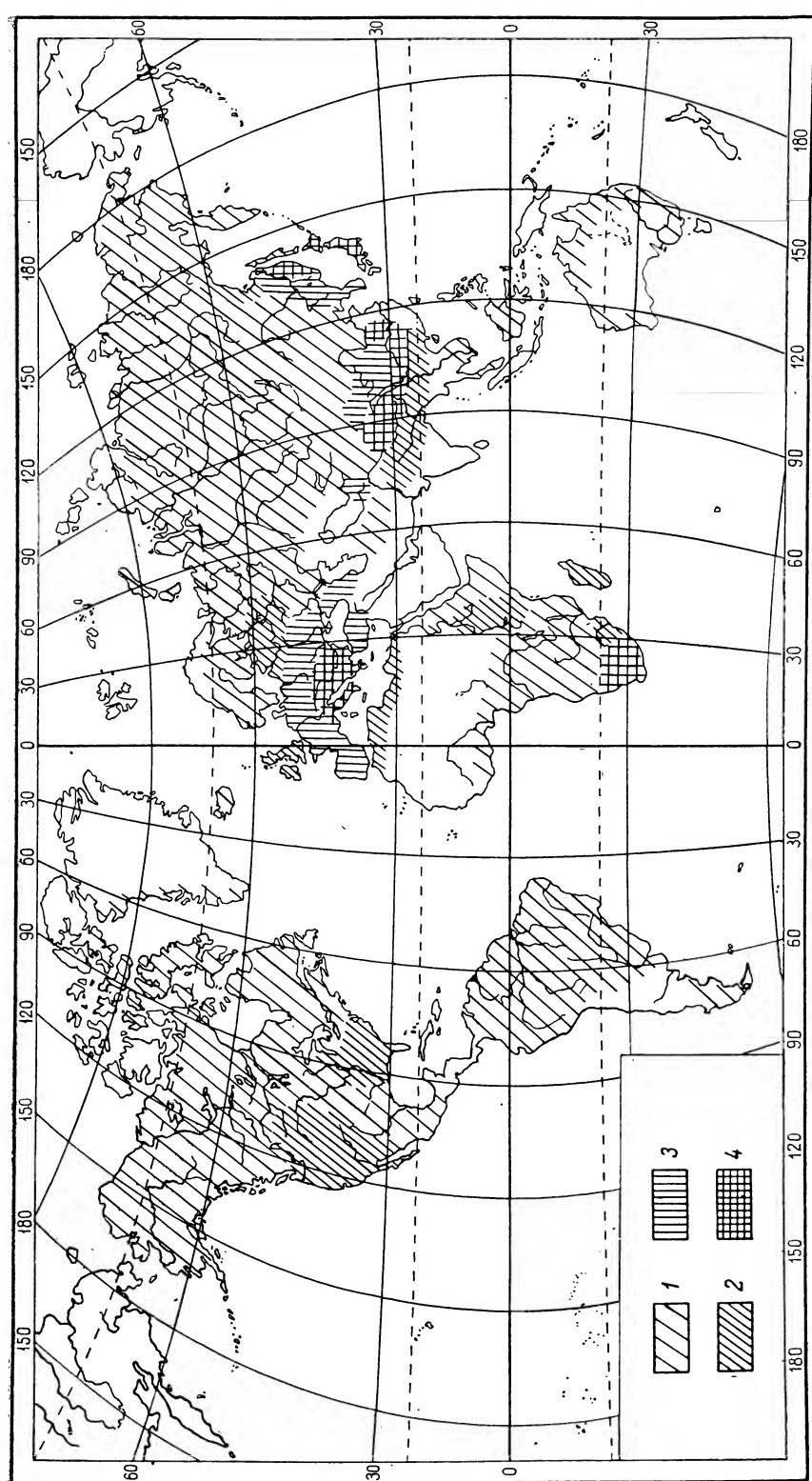


Рис. 1. Ареал сем. *Samprailiaceae* Juss. и распределение родов в его пределах.
1 — 1–2 рода, 2 — 3–4, 3 — 5–6, 4 — 7–10 родов.

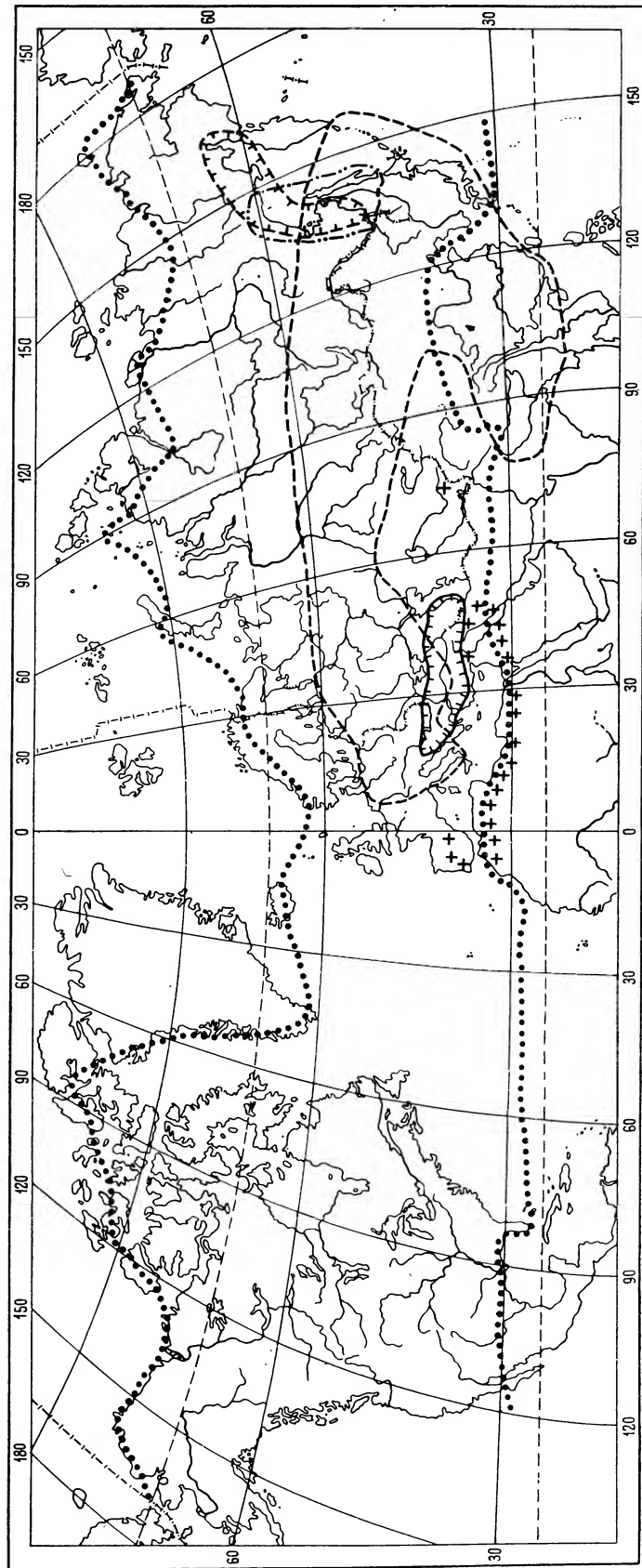
летники, травянистые многолетники, полукустарники и кустарники (Thulin, 1975). Типовой род *Campanula* L. распространен почти во всех районах Голарктики и, следовательно, в двух очагах: в средиземноморском и азиатском (рис. 2). Жизненные формы рода крайне многообразны и повторяют спектр рода *Wahlenbergia*. Род *Legouzia* Durand представлен однолетними растениями и распространен в Европе, в Северной и Южной Америке (рис. 3). Род *Adenophora* Fisch., представленный многолетними травянистыми растениями, имеет значительный ареал, протянувшийся от Средней Европы до берегов Тихого океана в Японии и Китае (рис. 2). Многолетние и монокарпические травянистые виды рода *Asyneuma* Griseb. et Schenk встречаются в Европе и затем после большого перерыва — на Дальнем Востоке и в Восточной Азии (рис. 3). Остальные роды имеют меньшие по площади ареалы и чаще всего встречаются только в одном из очагов.

Самыми богатыми по числу родов колокольчиковых являются Средиземноморская и Среднеевропейская области, причем здесь наблюдаются не только наибольшее число родов семейства, но и самое значительное их систематическое разнообразие. Здесь есть представители большинства колен, выделенных в семействе Ан. А. Федоровым (1957). Некоторые роды имеют прерывистые ареалы. Так, почти все многолетние травянистые виды, входящие в род *Edraianthus* A. DC., сосредоточены на Апеннинском и Балканском полуостровах (Lakušić, 1974), а один вид встречается на Восточном Кавказе (в Дагестане) (рис. 4).

Значительное число родов имеет чрезвычайно локализованные ареалы, что можно истолковать давним присутствием представителей семейства в этой области. К числу узких эндемиков относятся роды *Petromarula* Vent. ex Hedwig. fil. (о. Крит), *Physoplexis* (Endl.) Schur (Южные Альпы) и др. (рис. 5). Особенно много эндемичных родов расположено по периферии средиземноморского очага. В восточной его части, в Средней Азии, представители семейства весьма малочисленны, принадлежат к особым монотипным или олиготипным родам и являются многолетними травянистыми растениями: *Cryptocodon* Fed. (долина р. Зеравшан в Памиро-Алайской горной системе), *Cylindrocarpa* Regel (Тянь-Шань: горы Каратау), *Sergia* Fed. (Тянь-Шань: Таласский Алатау, Каратау), *Ostrowskia* Regel (Гиссарский хребет, Угамские горы и редко на севере Афганистана, рис. 3, 4). Этот последний род является самым интересным. Связи островский с другими компонентами флоры Средней Азии почти утеряны. По меткому выражению М. Г. Попова (1963, с. 70), «*Ostrowskia magnifica* Regel стоит совсем обособленно, она как будто упала с неба». Жизненная форма островский и ее становление совершенно необычны. Это растение является одним из самых медленно развивающихся среди травянистых. В первый год над землей появляются только семядоли; гипокотиль и основание главного корня клубневидно утолщаются (рис. 6, 5). В последующие годы у растения весной отрастает удлиненный побег, ежегодно затем отмирающий к началу лета. Первое цветение наступает иногда на 10-й и даже на 16-й год. Геофит; почки возобновления, лишенные чешуй, втягиваются глубоко под поверхность почвы контрактивным корнем (рис. 7, 6). Необычайный для семейства ход онтогенеза подтверждает справедливость выделения этого рода в отдельное колено *Ostrowskieae* Fed.

Симподиальный тип ветвления характерен и для других колокольчиковых, распространенных в Средиземноморской области, в их числе некоторые виды *Campanula*, *Phyteuma* L., все исследованные виды *Adenophora*, *Asyneuma* и др. Моноподиальное ветвление отмечено у многих видов *Campanula*. Подземные органы многолетних травянистых растений весьма многообразны и включают все варианты переходов от стержнекорневых до кистекорневых и корневищных.

В районе Средиземноморья есть несколько родов, жизненные формы видов которых относятся к древесному и полудревесному типу. Все эти растения, однако, являются низкорослыми в отличие от высоких древесных растений в близком семействе *Lobeliaceae* (Mabberley, 1974, 1975a).



..... 1 --- 2 ттттт 3 тттт 4 -.-.- 5 +++ 6

Рис. 2. Ареал родов колена *Campanuleae* Rehb. флоры СССР.

1 — *Campanula* L., 2 — *Adenophora* Fisch., 3 — *Symphylandra* A. DC., 4 — *Astrocodon* Fed., 5 — *Porovioscodonia* Fed., 6 — *Brachycodonia* Fed.

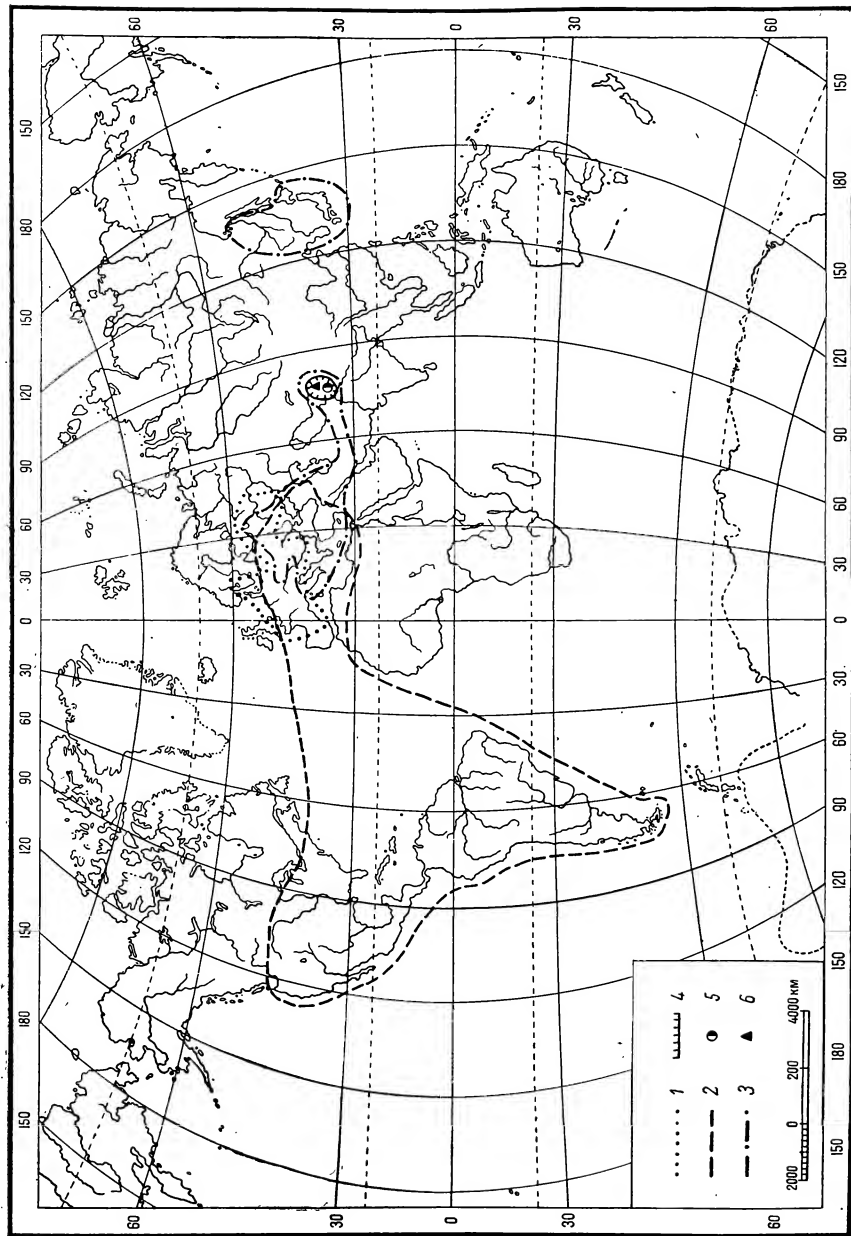


Рис. 3. Ареал родов колена *Phyteumateae* Fed. флоры СССР.

1 — *Phyteuma* L., 2 — *Legouzia* Durand, 3 — *Asyneuma* Griseb. et Schenk, 4 — *Cyindrocarya* Regel, 5 — *Sergia* Fed., 6 — *Cryptocodon* Fed.

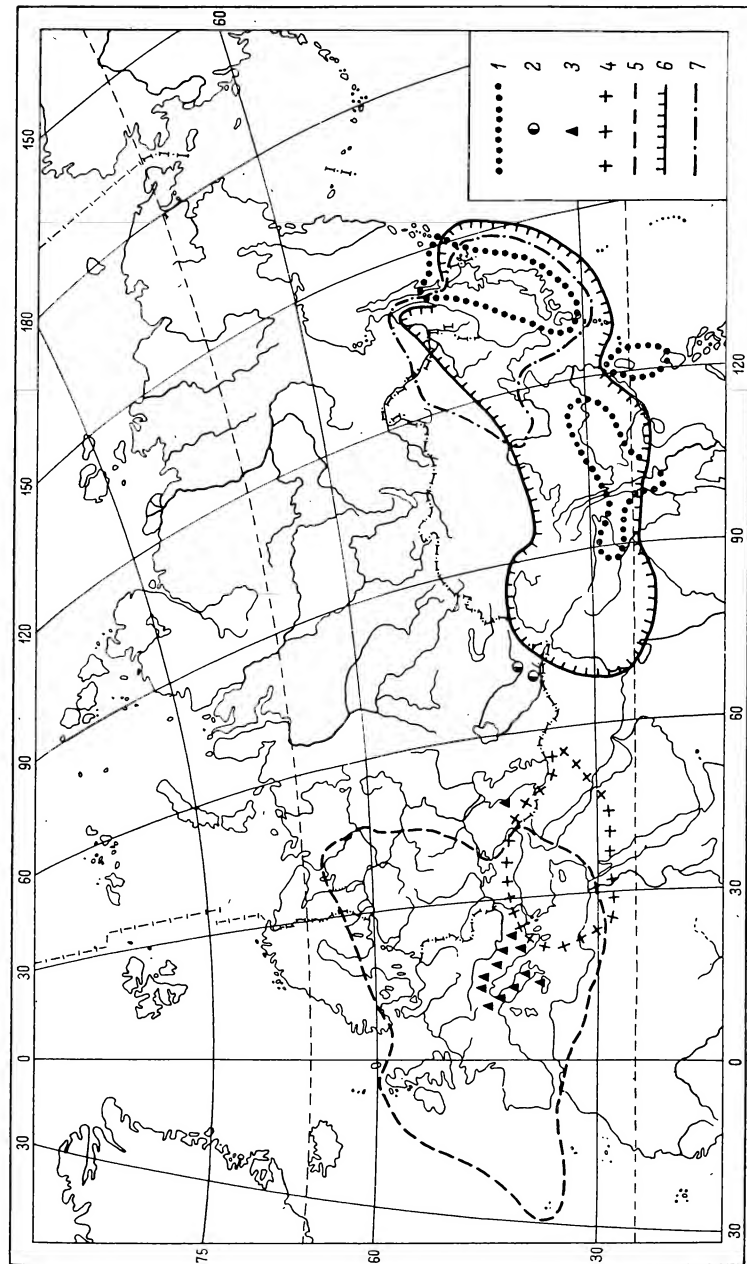


Рис. 4. Ареалы родов колен *Peracarpae* Fed., *Ostrouskieae* Fed., *Michauxieae* Fed., *Wahlenbergieae* Endl., *Jasioneae* Fed. и *Edraiantheae* Fed. флоры СССР.

1 — *Peracarpa* Hook. f. et Thoms., 2 — *Ostrouskia* Regel, 3 — *Edraianthus* A. DC., 4 — *Michauxia* L'Her., 5 — *Jasione* L., 6 — *Codonopsis* Wall., 7 — *Platycodon* A. DC.

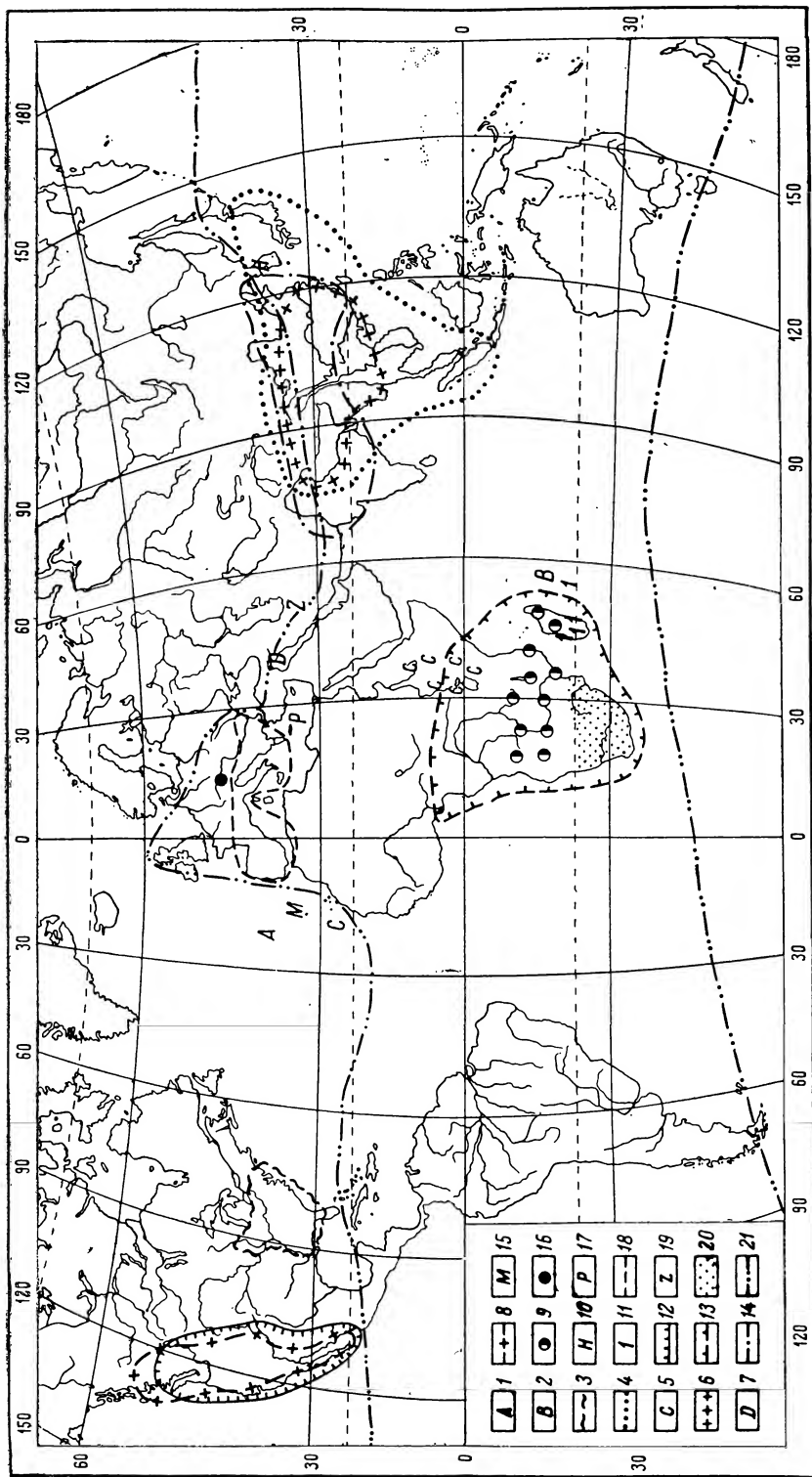


Рис. 5. Ареалы родов сем. *Campanulaceae*, не входящих во флору СССР.

1 — *Azorella* Fee; 2 — *Berenice* Tul.; 3 — *Campanulastrum* Small; 4 — *Campanulosa* Blume; 5 — *Canarina* L.; 6 — *Cyananthus* Wallich; 7 — *Diospharea* Rechinger f.; 8 — *Githopsis* Nutt.; 9 — *Gumillea* Thulin; 10 — *Hanabusaya* Nakai; 11 — *Heterochaenia* A. DC.; 12 — *Heterocodon* Nutt.; 13 — *Lightfootia* L'Her.; 14 — *Leptocodon* Hook. f. et Thoms.; 15 — *Musselia* Dumort.; 16 — *Physoplexis* (Endl.) Schur; 17 — *Petromarula* Vent. ex Hedwig. fil.; 18 — *Trachelium* L.; 19 — *Zeugandura* Davis; 20 — *Craterocarpus* Hilliard et Burtt, Merciera A. DC.; *Microcodon* A. DC.; *Namacodon* Thulin; *Prismatocarpus* L'Her.; *Rhigiophyllum* Hochst.; *Roeelia* L.; *Siphocodon* Turcz.; *Theiera* Phillips; *Trechelia* Vukce; 21 — *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth.

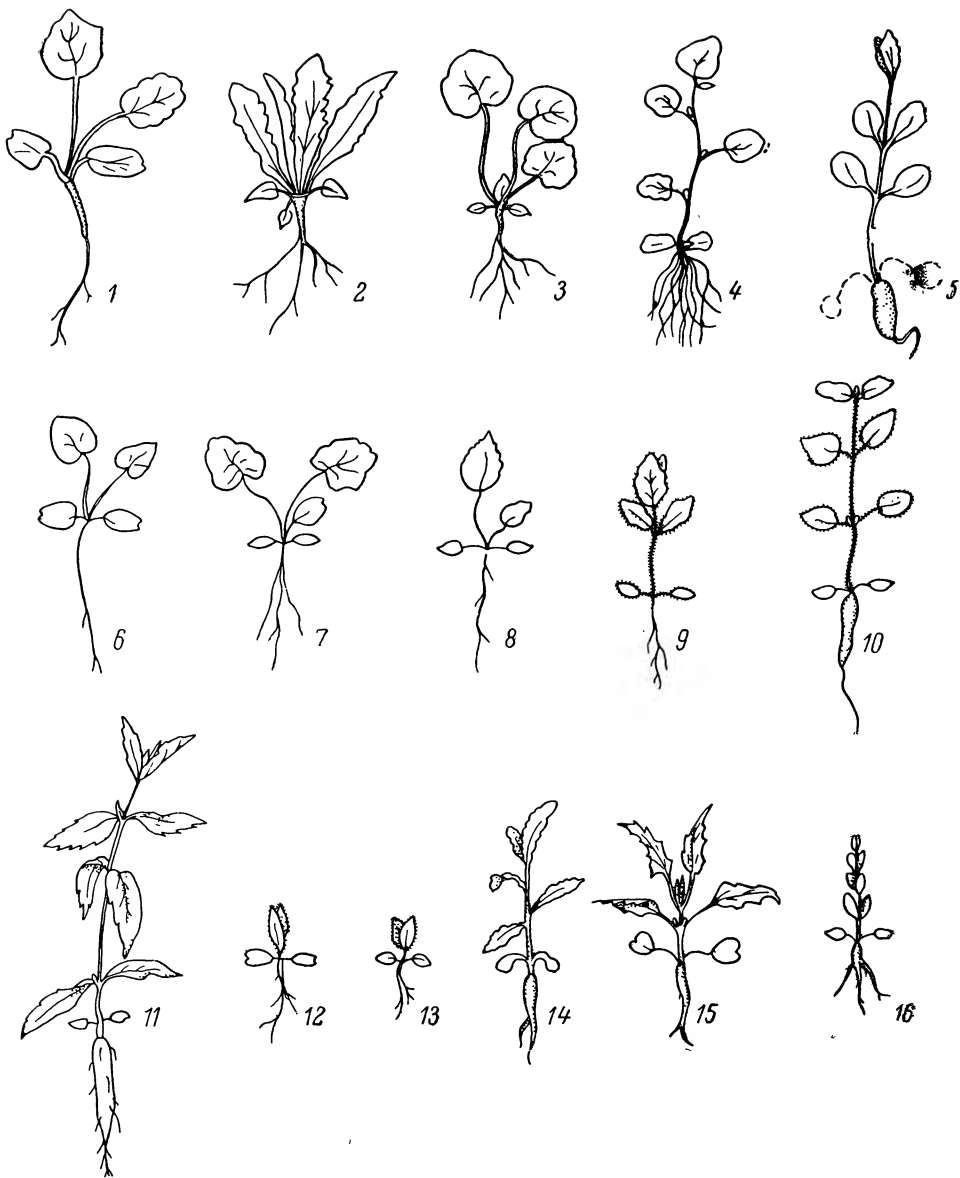


Рис. 6. Проростки растений различных родов сем. *Campanulaceae*.

1 — *Campanula*, 2 — *Symphyandra*, 3 — *Adenophora*, 4 — *Peracarpa*, 5 — *Ostrowskia*, 6 — *Mischouxia*, 7 — *Phyteuma*, 8 — *Asyneuma*, 9 — *Legouzia*, 10 — *Codonopsis*, 11 — *Platycodon*, 12 — *Edraianthus*, 13 — *Jasione*, 14 — *Azorina*, 15 — *Canarina*, 16 — *Cyananthus*.

Две древесные жизненные формы встречаются на островах Макаронезии, где вообще сосредоточены исключительно интересные формы колокольчиковых.

Как известно, климат разных архипелагов Макаронезии неодинаков. Разница в основном определяется величиной и распределением осадков. Если климат Азорских о-вов ровный, мягкий, океанический, то климат Мадейры и Канарских о-вов много суше.

Среднегодовая температура воздуха на Азорских о-вах $+17.3$, на островах Мадейры — $+18.4$, на Канарских о-вах — $+20.8^{\circ}\text{C}$. Годовая сумма осадков (в мм) на Азорских о-вах — 898, на Мадейре — 684, на Канарских о-вах — 335 (Мартон, 1939). Таким образом, годовая сумма осадков на Канарских о-вах меньше таковой на Азорских о-вах почти втрое. Кроме того, на Азорских о-вах осадки выпадают равномерно в течение всего года, а на Канарских осадки приурочены к зимним месяцам.

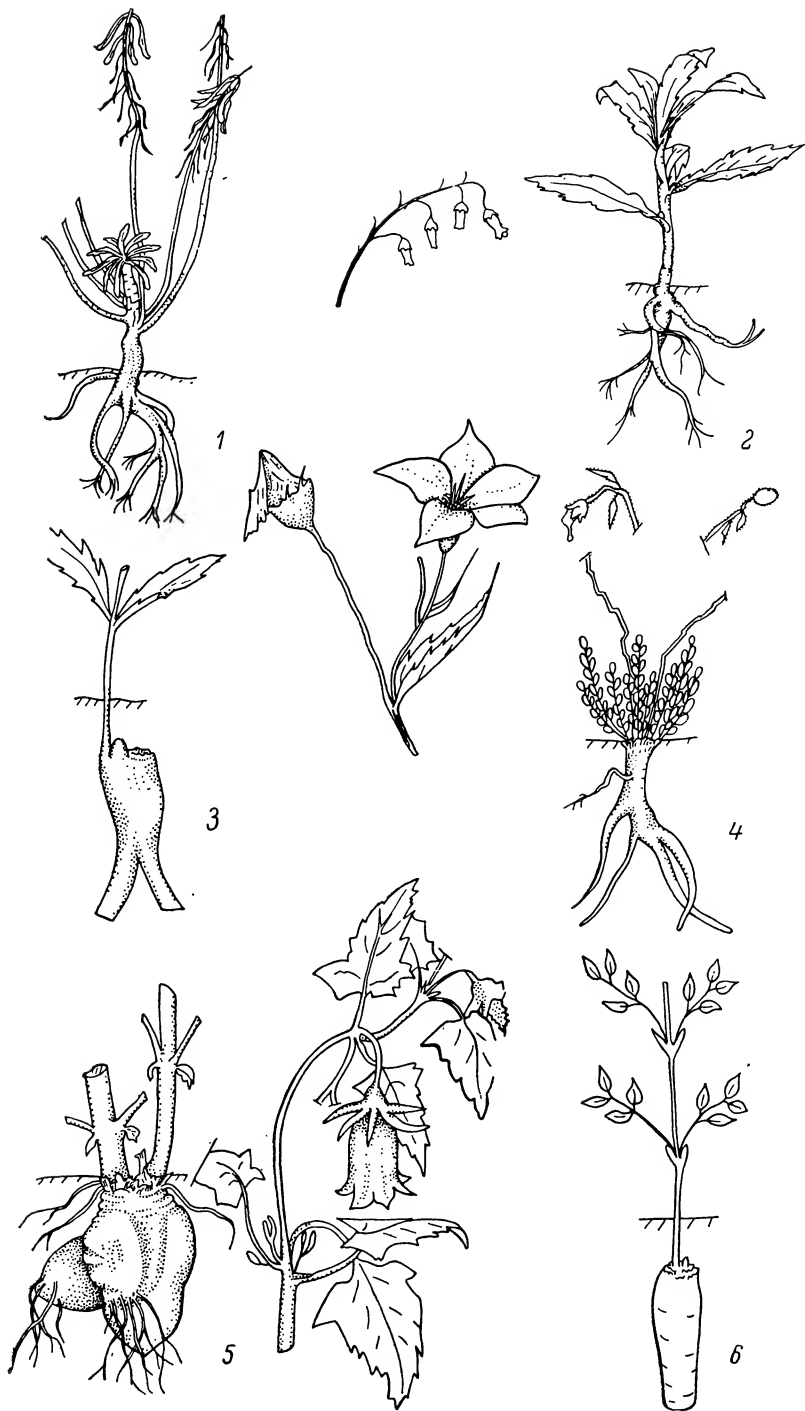


Рис. 7. Жизненные формы некоторых *Campanulaceae*.

1 — *Azorina vidalii* Feer, 2 — *Musschia wollastonii* Lowe, 3 — *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.,
 4 — *Cyananthus microphyllus* Edgew., 5 — *Canarina canariensis* (L.) Vatke, 6 — *Ostrowskia magnifica*
 Regel.

Жизненные формы представителей сем. *Campanulaceae* на всех трех архипелагах совершенно различны. На Азорских о-вах представителем колокольчиковых является канделябровидное вечнозеленое деревцо, на островах Мадейры — кустарники, а на Канарских о-вах — клубневидный геофит и однолетник.

Канделябровидное карликовое деревцо *Azorina vidalii* (Watson) Feer — эндем Азорских о-вов, встречается на каменистых местах и обрывах в узкой прибрежной зоне (Tutin, 1953; Lüpnitz, 1975). Жизненная форма и анатомические особенности этого растения были предметом специального обсуждения (Василевская, Шулькина, 1976). *Azorina vidalii* достигает на Азорских о-вах высоты 2 м, обладает многолетним медленно нарастающим стволом, увенчанным розеткой листьев (рис. 7, 1). Боковые репродуктивные побеги развиваются весной как силлептические, зацветают на 3—5-й год и затем отмирают до основания. В пазухе отмерших листьев меристема паренхиматизируется, не развиваясь ни в почки, ни в побеги. Верхушечная меристема чрезвычайно чувствительна даже к слабым понижениям температуры, а гибель верхушки побегов приводит к гибели всего растения.

Представители колокольчиковых на Мадейре являются «кустарниками необычайного вида», по словам Декандоля (De Candolle, 1830, с. 23). Род *Musschia* Dumort. — эндем Мадейры. *Musschia wollastonii* Lowe в первые годы развивает невысокий, неветвящийся побег (рис. 7, 2). Затем появляется терминальное мощное разветвленное соцветие.

Во флоре Канарских о-вов имеются 3 рода семейства: *Canarina*, *Campanula* и *Legouzia*.

Canarina canariensis (L.) Vatke — многолетнее травянистое растение. Проростки канарины имеют развитые гипокотиль и эпикотиль (рис. 6, 15). Удлиненный побег несет 12—15 пар супротивных, крест-накрест расположенных листьев, в пазухах которых развиты побеги второго порядка. Гипокотиль и главный корень клубневидно утолщаются. Vegetация в первый год продолжается около 10—11 месяцев (при равномерном поливе). Затем наступает период покоя, однолетние побеги отмирают. Почки возобновления закладываются в пазухе семядолей на клубне, на глубине 3—5 см от поверхности почвы. Новый рост начинается осенью. Цветут на втором году жизни. Ярко-красные цветки появляются на верхушке главного и боковых силлептических побегов. Все побеги слабые, нуждающиеся в опоре, лианоподобные. Весной вегетация заканчивается. Таким образом, *Canarina canariensis* — типичный геофит с монокарпическими моноциклическими побегами, развитие которых приурочено к зимним месяцам, совпадающим с наиболее влажным сезоном на Канарских о-вах (рис. 7, 5). У канарины сохранились древние черты проводящей системы осевых органов — лестничная перфорация сосудов. Другой вид канарины встречается в Восточной Африке и является эпифитом. Разорванный ареал рода свидетельствует о его древности (Hedberg, 1961). Второй представитель семейства на Канарских о-вах — *Campanula erinus* L. — однолетнее растение с коротким циклом развития, таким же как у *Legouzia*.

Таким образом, во влажных районах Макаронезии представители семейства принадлежат к вечнозеленому феноритмотипу, а в сухих районах — к гемизфемероидам и эфемерам. Эти жизненные формы помогают «уйти» от засухи, что свидетельствует о первичной мезофильной природе предкового типа семейства. Это же подтверждает распространение жизненных форм во всем районе Средиземноморья.

Области с сухим климатом обычно бедны колокольчиковыми, а большая часть видов, которые там встречаются, являются однолетними растениями. Многолетники этих районов имеют особенно необычные жизненные формы. Так, например, у *Campanula karakuschensis* Grossh. в Южном Закавказье развиваются колонковидные деревянистые надземные корневища, образованные базальными частями отмерших побегов, вследствие чего почки возобновления оказываются приподнятыми на необхо-

димую высоту от сильно нагретой поверхности почвы. Эта жизненная форма очень похожа на жизненные формы некоторых крестоцветных, описанных Карлквистом (Carlquist, 1971) на островах Макаронезии, названных им метлоподобными кустарниками (broom-like shrub). Исследования анатомии стебля привели Карлквиста к выводу о вторичности подобных полудревесных жизненных форм в семействе крестоцветных.

Наиболее многочисленны и разнообразны представители колокольчиковых в горных районах, особенно в альпийском и субальпийском поясах. Чаще всего здесь встречаются жизненные формы с моноподиальным ветвлением побегов, часто они стержнекорневые. В лесах и на лугах преобладают жизненные формы с симподиальным типом ветвления, кистекорневые, корневищные и стержнекорневые. К северу и к востоку от Средиземноморья число родов *Campanulaceae* резко уменьшается. Огромные территории Скандинавии, Урала, Западной и Восточной Сибири, Монголии очень бедны колокольчиковыми. Здесь встречаются только виды рода *Campanula*, а в некоторых районах — *Adenophora*.

Новые роды появляются в крайних восточных и южных районах Азии. В основном большая часть родов сосредоточена в Восточноазиатской области, ареалы отдельных родов заходят также и в сопредельные области. Большинство изученных родов являются многолетними травянистыми растениями с симподиальным типом ветвления, подземные органы у них в виде системы главного корня, иногда клубневидно утолщенного (*Codonopsis* Wall., *Campanumoea* Blume). Травянистыми лианами являются виды *Campanumoea*, некоторые виды *Codonopsis*, виды *Leptocodon* Hook. f. et Thoms.

Наиболее обширный ареал имеет род *Codonopsis*. Очертание ареала этого рода В. Л. Комаров сравнивал с подковой, у которой закругленная вершина находится в субальпийском поясе Непала, западный конец — в Туркестане, а восточный — на берегах Амура (Комаров, 1908, с. 98). Найденные новые данные не внесли существенных изменений, а лишь слегка раздвинули границы ареала. Род занимает в семействе несколько обособленное положение. Ближе всего к нему стоит род *Campanumoea*, чей также подковообразный ареал простирается далеко на юг до самого экватора, захватывая некоторые острова Индонезии. Плод *Codonopsis* — сухая растрескивающаяся коробочка, а плод у *Campanumoea* ягодообразный.

Близкий род *Leptocodon* имеет в своем цветке в отличие от цветка *Codonopsis* 5 кеглеобразных желез у внешнего края диска. Ареал *Leptocodon* в основном сосредоточен в Гималаях. Здесь же встречается интересный род *Cyananthus* Wallich, имеющий верхнюю завязь (в отличие от других родов *Campanulaceae* с нижней или полунижней завязью — *Wahlenbergia*). Ареал рода *Cyananthus* захватывает, кроме Гималаев, еще и юго-западный Китай. Виды рода *Cyananthus* имеют стержневой корень и удлиненные безрозеточные побеги, ветвление симподиальное (рис. 7, 4). Монотипный род *Peracarpa* Hook. f. et Thoms. имеет прерывистый ареал, состоящий из трех обособленных частей. Основной ареал расположен в Гималаях и юго-западном Китае, кроме этого *Peracarpa* встречается на о. Тайвань и на островах Японии, а также на южном Сахалине и Курильских о-вах (Hara, 1966); спорадически встречается в Малайзии (van Steenis, 1960). В наиболее северных районах, вдоль побережья Охотского моря растет *Astrocodon* Fed., несколько южнее — *Popoviocodonia* Fed. (Водопьянова и др., 1974) и *Platycodon* A. DC. (рис. 2 и 4). Виды этого рода являются многолетними стержнекорневыми травянистыми растениями с симподиальным типом ветвления побегов. *Astrocodon* и *Popoviocodonia* имеют полурозеточные побеги, а *Platycodon* — безрозеточные (рис. 7, 3).

Мусонный климат Восточной Азии способствовал формированию многоузловых, моноциклических позднезацветающих побегов. Как известно, северный Китай, несмотря на свою близость к океану, имеет не океанический, а мусонный климат. Годичный ход температуры там такой же,

как при континентальном климате, а режим осадков муссонный (в Пекине, например, средняя температура воздуха $+13.7^{\circ}\text{C}$). Около трех месяцев продолжается зима с температурой ниже 0° (январь -4.7°), снеговой покров крайне незначительный. Почти все осадки выпадают летом. Жизненная форма симподиального стержнекорневого многолетника позволяет защищать почки от мороза на некоторой глубине под поверхностью почвы. Японский архипелаг также находится под влиянием муссона, но гористый рельеф и различные условия экспозиции его побережий создают совершенно особенные комбинации факторов. Здесь начинают встречаться моноподиальные розеточные жизненные формы колокольчиковых (виды *Campanula*).

Южная Африка с Мадагаскаром является третьим районом, где сосредоточено значительное число родов *Campanulaceae* и большое разнообразие жизненных форм. Травянистыми многолетниками являются виды родов *Craterocapsa* Hilliard et Burt (восточная часть Южной Африки), некоторые виды *Prismatocarpus* L'Her., *Rhigiophyllum* Hochst., *Roella* L. (Hilliard, Burt, 1973; Adamson, 1955). Однолетниками и короткоживущими монокарпиками являются виды родов *Cephalostigma* A. DC., *Gunillaea* Thulin, *Microcodon* A. DC., *Treichelia* Vatke (Thulin, 1974). К кустарникам и полукустарникам относятся виды родов *Berenice* Tul. (о. Реюньон), *Heterochaenia* A. DC. (Маскаренские о-ва), *Merciera* A. DC. (Капская область), *Namacodon* Thulin (Юго-Западная Африка), *Prismatocarpus* L'Her., *Roella* L. (Капская область) (Erdtman, Metcalfe, 1963; Thulin, 1974). Однолетники встречаются в двух резко различных по экологии местообитаниях: в засушливых районах (*Wahlenbergia tibetica* Quezel, *W. campanuloides* (Del.) Vatke) и в тропическом дождевом лесу (*Wahlenbergia perrottetii* (A. DC.) Thulin и другие виды — Thulin, 1975). Наибольшее число родов и видов сосредоточены в тех районах Южной Африки, климат которых близок к средиземноморскому типу.

Таким образом, географическое распространение четко показывает, что сем. *Campanulaceae* принадлежит почти целиком Старому Свету. Наибольшее число его родов связано с северным полушарием. Очаги родового разнообразия приурочены к районам с субтропическим типом климата и чаще всего к горным условиям.

В каждом из этих трех выделенных очагов ассортимент жизненных форм разнообразен, но набор их почти один и тот же. Многолетники с симподиальным ветвлением встречаются в пределах всего ареала семейства, а с облигатным моноподиальным ветвлением — чаще в горах. Однолетники наиболее многочисленны в южных сухих районах Европы и Северной Африки; встречаются также в Восточной Азии и в Африке (на горных плато, в засушливых местах и в тропическом дождевом лесу). Древесные и полудревесные жизненные формы в основном приурочены к островам (Макаронезии и Маскаренским) и к Южной Африке, а кроме этого, встречаются в засушливых районах Средиземноморья.

Многообразие жизненных форм в семействе настолько велико, что только представителями этого одного семейства можно почти целиком заполнить таблицу системы И. Г. Серебрякова (табл. 1). Древесные и полудревесные жизненные формы являются, однако, низкорослыми растениями и настоящих деревьев среди них нет. Среди многочисленных подклассов, объединенных в класс травянистых поликарпиков с побегами несуккулентного типа, полностью отсутствуют только луковичные растения, что легко объясняется принадлежностью данного семейства к двудольным растениям. Нет здесь также сапрофитных и паразитных растений, так как эти жизненные формы являются монополией нескольких, чрезвычайно специализированных семейств. Остальные классы и типы системы имеют соответствующие жизненные формы в сем. *Campanulaceae*.

Аналогичный ряд может быть построен для ближайшего сем. *Lobeliaceae* Juss. В этом семействе также, кроме широко известных травянистых жизненных форм, имеются разнообразные древесные (Mabberley, 1975a, б), достигающие в отличие от древесных колокольчиковых значительной

Отдел А — древесные растения

Деревья (канделябровидное дерево)	<i>Azorina vidalii</i> (Wats.) Feer
Кустарники	<i>Musschia</i> Willd. (все виды)
Кустарнички	<i>Roella</i> L. (большинство видов)

Отдел Б — полудревесные растения

Полукустарники и полукустарнички	<i>Merciera</i> A. DC. (большинство видов)
	<i>Prismatocarpus</i> L'Her.
	<i>Campanula karakuschensis</i> Grossh.

Отдел В — травянистые растения

Травянистые поликарпики с побегами не-
суккулентного типа:

1. Стержнекорневые	<i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC., <i>Ade- nophora liliifolia</i> (L.) Ledeb.
2. Кистекорневые и корневищные	<i>Campanula sibirica</i> L., <i>C. rhomboidalis</i> L.
3. Дерновинные	<i>C. rotundifolia</i> L.
4. Столонообразующие	<i>C. punctata</i> Lam.
5. Клубнеобразующие	<i>Canarina canariensis</i> L. Vatke, <i>Codonopsis ussuriensis</i> (Rupr. et Maxim.) Hemsl.
6. Луковичные	—
7. Корнеотпрысковые	<i>Campanula rapunculoides</i> L.
Травянистые поликарпики с побегами сук- кулентного типа	<i>Wahlenbergia</i> sp.
Сапрофитные и паразитные травянистые многолетники	—
Эпифитные травянистые поликарпики	<i>Canarina eminii</i> Aschers.
Лианоидные	<i>Campanumoea</i> Blume (все виды), <i>Codonopsis pilosula</i> (Franch.) Nannfeldt
Монокарпические травы не суккулентные	<i>Michauxia</i> L'Her. (все виды), <i>Campanula mi- rabilis</i> Albov

* В таблице даны отдельные примеры.

высоты. Богато представлено жизненными формами близкородственное сем. *Asteraceae* Dum.

Разнообразие жизненных форм семейства может быть подтверждено разнообразием ритма развития и характера ветвления. Виды семейства могут иметь развитие, соответствующее трем типам Дильса (Diels, 1918): по типу *Polygonatum* (*Ostrowskia*, *Canarina*, *Platycodon*), по типу *Leucojum* (некоторые виды *Campanula*, *Symphyandra*), по типу *Asperula* (*Azorina*, *Musschia*, некоторые виды *Campanula*, *Wahlenbergia*), т. е. некоторые виды и роды имеют длительный органический покой, другие имеют короткий и легко прерываемый период покоя, а часть видов вообще способна развиваться без периода покоя. В сем. *Campanulaceae* представлены и 2 основных типа ветвления: симподиальное и моноподиальное.

Таким образом, роды и виды сем. *Campanulaceae* могут быть представлены самыми разнообразными жизненными формами, среди которых преобладают многолетние травянистые растения.

Изучение онтогенеза растений, относящихся к 25 родам сем. *Campanulaceae*, позволило выделить черты жизненных форм, общие для групп родов. Первую группу составили растения, имеющие только безрозеточные побеги (рис. 6, 5, 9—11, 14—16). Для проростков этих растений характерно наличие развитого эпикотилия и первых междоузлий. Во вторую группу включены растения, для которых характерно наличие розетки (рис. 6, 1—4, 6—8, 12, 13), эпикотиль у них чрезвычайно укорочен и практически совсем невидим. Первые листья появляются непосредственно над семядолями. В дальнейшем у одних растений верхушечная точка роста реализуется в цветок, у других замирает, а у третьих сохраняется вегетивной. Среди этих растений можно выделить несколько групп:

1 — полурозеточные симподиальные, 2 — розеточные симподиальные, 3 — полурозеточные моноподиальные, 4 — розеточные моноподиальные.

Анализ родов *Campanulaceae* флоры СССР показал, что для большинства из них характерна какая-либо одна определенная структура побегов. Более того структура побегов в целом ряде случаев является характерным признаком всего колена. Так, для всех родов, принадлежащих к колену *Campanuleae* Reichb., свойственна структура полурозеточного симподиального растения. Исключение составляет чрезвычайно гетеротенный род *Campanula*, в котором имеются еще и розеточные формы, однако и здесь, несмотря на все многообразие жизненных форм, в основе всех вариантов лежит розеточная структура побегов.

Колено *Peracarpae* Fed. составлено монотипным родом *Peracarpa*. Развитие его побегов своеобразно. Первый лист у проростков еле заметен, пластинка его сильно редуцирована, но лист расположен всегда непосредственно у семядолей. Отсутствие эпикотилия, а иногда и первого междоузлия у проростков свидетельствует о том, что в основе этого типа тоже лежит розеточная структура, а развивающийся побег с удлинненными междоузлиями является вторичным (рис. 6, 4). Таким образом, тип структуры побега *Peracarpa* подтверждает близость к родам колена *Campanuleae* и в то же время правомерность выделения рода в особое колено.

Колено *Ostrowskieae* Fed., составленное единственным монотипным родом с видом *Ostrowskia magnifica* Regel, отличается от соседних родов структурой безрозеточных побегов.

Колено *Wahlenbergieae* Endl. представлено во флоре СССР двумя родами, и для обоих характерно развитие безрозеточных симподиальных побегов (рис. 6, 10, 11).

Колено *Phyteumateae* Fed. по сравнению с коленом *Campanuleae* представляет собой менее целостную группу и объединяет, по словам Ан. А. Федорова (1957, с. 387), «ряд родов с довольно мало схожими на первый взгляд и очень разнообразными признаками. Более других от типового рода *Phyteuma* L. уклоняется род *Legouzia* Durand с его призматической коробочкой и почти колесовидным венчиком». Разнообразие в признаках репродуктивных органов полностью соответствует разнообразию структур вегетативных органов, а род *Legouzia* отличается более всего от других не только по репродуктивным признакам, но и по вегетативным тоже: наличием безрозеточных побегов (рис. 6, 9). Данные, полученные при изучении онтогенеза растений рода *Legouzia*, подтверждают мнение тех систематиков, которые рассматривают род *Legouzia* вне колена *Phyteumateae*.

В табл. 2 приведены характеристики типов побегов у родов сем. *Campanulaceae* флоры СССР. Как видно из таблицы, тип полурозеточного симподиального растения наиболее часто встречается в семействе. Близкие роды имеют одну модель, являющуюся результатом параллельной эволюции, в основе которой лежит первоначальное сходство гомологических структур. Это позволяет назвать такие ряды гомологическими рядами жизненных форм. Совпадения моделей систем побегов для родов колена *Campanuleae* и колена *Phyteumateae* также говорит о параллелизме в этих крупных сестринских группах.

Сопоставление типов жизненных форм изученных родов с классификацией семейства, выполненной Шёнландом (Schönland, 1889), показывает искусственность созданных им групп. Невозможно объединить, например, такие роды, как однолетнюю *Legouzia*, побеги которой развиваются по безрозеточному типу, и многолетнюю *Adenophora* с полурозеточными симподиальными побегами, *Ostrowskia*, обладающую уникальным типом развития, с *Jasione* или с *Symphandra*, которые, как видно из таблицы, характеризуются совсем другим типом архитектурной модели. Изучение типов структур побегов в онтогенезе ясно демонстрирует несовместимость многих родов в одном колене и уязвимость всей системы. Это находит подтверждение в данных по палинологии (Erdtman, 1952; Аветисян, 1967),

Модели системы побегов	1x						2x	3x	4x	5x					6x	7x	8x	9x			
	<i>Campanula</i> L.	<i>Symphycandra</i> A. DC.	<i>Adenophora</i> Fisch.	<i>Brachycodonia</i> Fed.	<i>Popovicodonia</i> Fed.	<i>Astrocodon</i> Fed.	<i>Peracarpa</i> Hook. f. et Thoms.	<i>Ostrowskia</i> Regel	<i>Michauxia</i> L'Her.	<i>Phyteuma</i> L.	<i>Asyneuma</i> Griseb. et Schenk	<i>Sergia</i> Fed.	<i>Cryptocodon</i> Fed.	<i>Cylindrocarpa</i> Regel	<i>Legouzia</i> Durand	<i>Codonopsis</i> Wall.	<i>Platycodon</i> A. DC.	<i>Edraianthus</i> A. DC.	<i>Jasione</i> L.	<i>Azorina</i> Feer	<i>Canarina</i> L.
Безрозеточные симподиальные	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
Полурозеточные симподиальные	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	—	—	—	+	+	—	—
Розеточные симподиальные	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Полурозеточные моноподиальные	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	+	—
Розеточные моноподиальные	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. 1x — колено *Campanuleae* Rchb.; 2x — колено *Peracarpeae* Fed.; 3x — колено *Ostrowskieae* Fed.; 4x — колено *Michauxieae* Fed.; 5x — колено *Phyteumateae* Fed.; 6x — колено *Wahlenbergieae* Endl.; 7x — *Edrajantheae* Fed.; 8x — колено *Jasioneae* Fed.; 9x — иноземные роды.

выявивших значительную неоднородность типов пыльцевых зерен в группах классификации Шёнланда.

Система семейства, предложенная Ан. А. Федоровым во «Флоре СССР», значительно более естественная и отражает основные направления эволюции.

По-видимому, оба типа структуры побегов — безрозеточный и розеточный — возникли в семействе давно, однако розеточный тип характерен для групп родственных родов, которые составляют колено *Campanuleae*, *Phyteumateae* и близких к ним. Напротив, безрозеточный тип структуры характерен для родов, занимающих изолированное положение в системе, — *Ostrowskia*, *Canarina*, а также для родов со спорными родственными связями — *Codonopsis*, *Platycodon*. Поэтому тип безрозеточной структуры не может быть истолкован как свойство какой-либо филетической ветви семейства; скорее это признак, сохранившийся независимо в различных филетических линиях. По-видимому, предок семейства имел безрозеточную структуру побегов. Розеточная же структура возникла позже и явилась предковой для целой группы родов, объединенных ныне в колена *Campanuleae*, *Phyteumateae* и некоторых других.

Таким образом, сем. *Campanulaceae* имеет богатый набор жизненных форм, подавляющее большинство которых относится к типу многолетних травянистых растений. Представители семейства встречаются почти по всей суше, но наиболее многочисленны и разнообразны как в систематическом отношении, так и по жизненным формам в трех районах Старого Света: в Средиземноморье, затем в Восточной Азии и Южной Африке. Отдельные признаки жизненной формы, такие как тип структуры побега и тип проростка, тесно связаны с таксономией сем. *Campanulaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е. М. (1967). Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyrtiaceae*) в связи с вопросами их систематики и филогении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, XVI. — Василевская В. К., Т. В. Шулькина. (1976). Морфологическое и анатомическое строение древовидного растения *Azorina vidalii* Feer. Тр. МОИП, XLII. — Водопьянов Н. С., Л. И. Малышев В. Н. Сипливинский, А. И. Толмачев, Б. А. Юрцев. (1974). Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. — Комаров В. Л. (1908). Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. СПб. бот. сада, XXIX,

1. — Мартон Э. (1939). Основы физической географии. — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. — Федоров А. А. (1957). *Campanulaceae* Juss. Флора СССР, XXIV. — Шулькина Т. В. (1977). Типы жизненных форм и их значение для систематики *Campanula* L. Бот. ж., 62, 8. — Adamson R. S. (1953). Notes on nomenclature in *Lightfootia*. J. South Afric. Bot., XXX, IV. — Adamson R. S. (1954). The Genus *Merciera* A. DC. J. South Afric. Bot., 20. — Adamson R. S. (1955). The phytogeography of *Roella* and *Prismatocarpus*. Svensk Bot. Tidskrift, 49, 1—2. — Badre F., Th. Cadet, M. Malplanché. (1972). Etude systematique et palynologique du genre *Heterochaenia* (*Campanulaceae*) endemique des Macareignes. Adansonia, 2, 12. — Carlquist Sh. (1971). Wood anatomy of Macaronesian and other *Brassicaceae*. Aliso, 7, 3. — Collett H. (1921). Flora simlensis. Calcutta, London. — De Candolle A. (1830). Monographie des *Campanulées*. — Diels L. (1918). Das Verhältnis der Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. Berich. d. deutsch. Botanisch., 36. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy—*Angiosperms*. — Erdtman G., C. R. Metcalfe. (1963). Affinities of certain genera incertae sedis suggested by pollen morphology and vegetative anatomy. Kew Bull., 17, 2. — Feer H. (1890). Beiträge zur Systematik und Morphologie der *Campanulaceen*. Engler Bot. Jahrb., 12. — Hara H. (1966). Flora of Eastern Himalaya. — Hedberg O. (1961). Monograph of the Genus *Canarina* L. (*Campanulaceae*). Svensk Bot. Tidskrift, 55, 1. — Hillard O. M., B. L. Burtt. (1973). Notes on some plants of Southern Africa chiefly from Natal. III. Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 32, 3. — Hitchcock L., A. Cronquist. (1973). Flora of the Pacific Northwest. — Lakušić R. (1974). *Edraianthus* DC. God. biol. inst., Univ. u Sarajevu, 26. — Lüpnitz D. (1975). Subalpine und alpine Pflanzengesellschaften auf der Insel Pico (Azoren). Bot. Jahrb., 95, 2. — Mabblerley D. J. (1974). The Giant *Lobelias*: pachycauly, biogeography, ornithophily and continental drift. New Phytology, 74. — Mabblerley D. J. (1975a). The Giant *Lobelias*: toxicity, inflorescence and tree-building in the *Campanulaceae*. New Phytology, 75. — Mabblerley D. J. (1975b). The pachycaul *Senecio* species of St. Helena, *Cacalia Paterna* and *Cacalia materna*. Kew Bull., 30 (2). — Nakai T. (1911). Flora Koreana. J. Coll. Sci. Imper. Univ. Tokyo. Japan, 31. — Ohwi (1965). Flora of Japan — Quesel P. (1953). Les *Campanulaceae* d'Afrique du Nord. Fed. Repert. sp. nov., 56, 1. — Reehinger K. (1964). Flora Iranica. — Schönland S. (1889). *Campanulaceae*, in E. P. Nat. Pfl. Fam., IV, 5. — Schulz R. (1904). Monographie der gattung *Phyteuma*. — Shetler St. G. (1963). A checklist and key to the species of *Campanula*. Nat. comm. natur. in North Am. Rhodora, 65, 764. — Sinnott E. W., I. W. Bailey. (1914). The origin and dispersal of herbaceous Angiosperms. Ann. Bot., 28, XII. — Steenis C. G. J. van. (1960). Flora Malesiana, 6, 1. — Thulin M. (1974). *Gunillaea* and *Namacodon*. Two New Genera of *Campanulaceae* in Africa. Bot. Notiser, 127, 1. — Thulin M. (1975). The Genus *Wahlenbergia* s. lat. (*Campanulaceae*) in tropical Africa and Madagascar. — Tsong P. (1955). Preliminary study on chinese *Campanulaceae*. — Tutin T. O. (1953). The vegetation of the Azores. J. Ecol., 41, 1. — Tutin T. O., V. H. Heywood et al. (1965). Flora Europaea, IV. — Vester H. (1940). Die Areale und Arealtypen der Angiospermen Familien. Bot. Archiv, 41.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 VIII 1977.

S U M M A R Y

The *Campanulaceae* family has a large area, within the limits of which three centres of distribution of genera can be distinguished: the Mediterranean land, South Africa and Eastern Asia. The family was found to possess a wonderful variety of life forms, but the majority of species are herbaceous perennials, 12 genera are represented wholly or partly by arboreous and semiarboreous plants, 8 genera have annuals. Irrespective of the variety of life forms the models of ramification of shoots in related (according to the system by A. A. Fyodorov) genera are similar. The non-rosette type of shoots is found in plants pertaining to genera which are far from each other and are isolated within the system. This proves that this structure in the family is very old.

УДК 581.132 : 581.526.53

Т. А. Глаголева, А. Т. Мокроносов, О. В. Заленский

ВЛИЯНИЕ КИСЛОРОДА НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ C^{14} У ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ

T. A. GLAGOLEVA, A. T. MOKRONOSOV, O. V. ZALENSKY. THE EFFECT OF OXYGEN ON PHOTOSYNTHETIC METABOLISM C^{14} IN DESERT PLANTS

Исследовалось влияние 1 и 21% O_2 на метаболизм C^{14} у C_3 - и C_4 -растений при экспозициях 10—90 с. У C_3 -растений — *Chenopodium murale* и *Smirnowia turkestanica* — O_2 ингибирует прохождение углерода через интермедиаты цикла Кальвина. Действие кислорода на метаболизм отчетливо проявляется при лимитирующей фотосинтез интенсивности света. Предполагается прямое ингибирование кислородом ключевых ферментов цикла Кальвина. Вовлечение углерода в гликолатный путь не может полностью объяснить ингибирующее влияние кислорода на фотосинтез.

Показано действие кислорода на метаболизм C_4 -растений: у *Aristida karelinii* и *Atriplex dimorphostegia* кислород стимулирует общую фиксацию $C^{14}O_2$; при этом возрастает количество C^{14} в малате и аспартате. С другой стороны, включение C^{14} в интермедиаты цикла Кальвина ингибируется, как и у типичных C_3 -растений. При слабой интенсивности света (20 тыс. лк) у *Atriplex dimorphostegia* проявляется ингибирующий эффект кислорода на фиксацию $C^{14}O_2$ и включение C^{14} в интермедиаты цикла Кальвина, как у C_3 -растений.

Исследование влияния кислорода на фотосинтез растений является предметом оживленной дискуссии. Как правило, ингибирование фотосинтеза кислородом у C_3 -растений связывается с усилением гликолатного пути и фотодыхания (Ellyard, Gibbs, 1969; Кээрберг, 1972; Black, 1973; Zelitch, 1975; Лайск, 1977), поэтому в большинстве работ, касающихся действия O_2 на метаболизм углерода у растений, основное внимание уделяется интермедиатам гликолатного пути. Однако пути биосинтеза гликолевой кислоты и ее последующего метаболизма при действии кислорода все еще окончательно не выяснены. Имеется несколько точек зрения по этому вопросу. Согласно им гликолевая кислота может образовываться из фосфогликолата при окислении рибулезодифосфата, при транскетолазной реакции в цикле Кальвина и в реакции Мелера (Coombs, Whittingham, 1966; Gibbs, 1970; Bowes et al., 1971; Tolbert, 1971; Glidewell, Raven, 1975, и др.).

Необходимо отметить, что, помимо интермедиатов гликолатного пути, под действием кислорода (при естественном содержании CO_2) наблюдаются изменения в метаболизме и других соединений (Voskresenskaya et al., 1970; Poskuta et al., 1976). Изменения в метаболизме углерода C^{14} проявляются даже при насыщающих фотосинтез концентрациях CO_2 , т. е. в условиях, когда фотосинтез менее чувствителен к кислороду (Viil, Pärnik, 1974).

Значительно меньше данных о действии кислорода на фотосинтез C_4 -растений, и в частности на реакции карбоксилирования на фосфоэнолпирувате и последующие этапы образования малата и аспартата. Сложилось представление о независимости фотосинтеза C_4 -растений от изменения концентрации кислорода. Однако исследования, проведенные на кукурузе (C_4 -растение), показали, что у нее под влиянием O_2 наблюдаются

такие же изменения в метаболизме углерода, как и у C_3 -растений, но они происходят при больших концентрациях O_2 (Гришина и др., 1975). Имеются данные о том, что высокие концентрации O_2 ингибируют переход углерода с четырехуглеродных соединений (органические кислоты) к интермедиатам цикла Кальвина (Lewanty et al., 1971).

Сравнительное исследование метаболизма C^{14} у трех видов *Atriplex* (один из которых принадлежит к C_4 -растениям, а два — к C_3 -растениям) показало, что при увеличении содержания кислорода у C_4 -формы — *Atriplex rosea* — усиливается включение C^{14} в интермедиаты гликолатного пути так же, как и у *Atriplex bastata* и *Atriplex spongiosa* с C_3 -путем фотосинтеза (Osmond et al., 1969).

В работе с пустынными растениями нами было обнаружено (Глаголева и др., 1975), что по реакции на O_2 15 исследованных видов могут быть разделены на три группы. У C_3 -растений наблюдается ингибирование фотосинтеза кислородом; у второй группы растений с признаками суккулентного строения ассимиляционных органов не было отмечено различий в интенсивности фотосинтеза при 1 и 21% O_2 ; наконец, у C_4 -растений проявлялось стимулирующее влияние кислорода на фотосинтез.

В настоящей работе была поставлена задача изучить влияние O_2 на метаболизм C_3 - и C_4 -растений. При этом мы пытались выяснить, связано ли действие кислорода в первую очередь с особенностями обмена веществ у отдельных видов или с экологическими условиями.

МЕТОДИКА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Фотосинтез и метаболизм углерода у растений определяли с помощью радиометрического метода (Вознесенский и др., 1965) при 0.04% CO_2 . Исследовали кинетику включения C^{14} в отдельные вещества у различных видов растений в зависимости от разной интенсивности света (20 и 100 тыс. лк) и содержания кислорода в воздухе (1 и 21%). Условия постановки опытов подробно описаны ранее (Глаголева и др., 1975). Радиохимический анализ выполняли по схеме, принятой в лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Он включает в себя разделение веществ на фракции и последующее определение веществ водно-спиртовой фракции с помощью тонкослойной хроматографии. В качестве адсорбента использовалась целлюлоза. Растворителем в первом направлении служила смесь бутанол—муравьиная кислота—вода в соотношении 6 : 1 : 2, а во втором направлении — смесь пропиловый спирт—изопропиловый спирт—аммиак в соотношении 1 : 1 : 1. Ошибка определения не превышала $\pm 10\%$.

Радиоактивность фракций, а также отдельных соединений после их разделения на хроматограмме определяли жидкостно-сцинтилляционным методом. В качестве сцинтилляционного растворителя использовали толуол. Подсчет числа распадов радиоактивного углерода производили в приборе Изокап-300.

Сравнение результатов исследований различных видов растений проводили на основании данных по процентному распределению радиоактивности в отдельных соединениях. Для одного вида растений мы считали целесообразным выразить результаты опытов не только в процентах, но и в абсолютных единицах, поскольку увеличение или уменьшение процентного содержания радиоактивности в каком-либо веществе не обязательно свидетельствует о соответствующем накоплении или уменьшении метки C^{14} в этом соединении.

В качестве объектов исследования были выбраны контрастные по отношению к кислороду растения из трех выделенных нами групп. В качестве представителей C_3 -растений были взяты растения с разным типом обмена веществ: *Chenopodium murale* (сем. *Chenopodiaceae*) и *Smirnowia turkestanica* (сем. *Leguminosae*). В метаболизме первого большую роль играют органические кислоты; для другого как представителя бобовых характерно усиление относительной роли гликолатного пути в углеродном мета-

болизме. Из второй группы растений был взят *Haloxylon aphyllum* (сем. *Chenopodiaceae*) — растение с признаками суккулентного строения ассимиляционных органов, с четко выраженными суточными колебаниями pH. Из C_4 -растений были выбраны *Aristida karelinii* (сем. *Gramineae*) и *Atriplex dimorphostegia* (сем. *Chenopodiaceae*). Данные по фотосинтетическому метаболизму этих растений подтвердили их принадлежность к группе растений с C_4 -путем фиксации CO_2 (Гедемов, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Общая характеристика метаболизма C_3 - и C_4 -растений

Рассмотрим метаболизм у растений при естественном содержании кислорода в воздухе (21% O_2). В табл. 1 представлены данные кинетических опытов по распределению C^{14} у разных видов при 30 с экспозиции фотосинтеза.

ТАБЛИЦА 1

Распределение C^{14} среди фотосинтетических метаболитов у разных видов пустынных растений (в процентах от общей радиоактивности материала)

Растение	ФГК	Дифосфаты сахаров	Монофосфаты сахаров	Сахароза	Глюкоза + фруктоза	Аланин	Аспарат	Малат	Серин + глицин
Интенсивность света 20 тыс. лк									
<i>Chenopodium murale</i>	0.7	14.1	37.0	0.7	0.4	4.3	14.0	15.0	1.4
<i>Smirnowia turkestanica</i>	1.0	19.2	21.5	5.9	4.0	14.0	4.5	3.2	4.3
<i>Haloxylon aphyllum</i>	—	3.4 *	—	1.0	—	2.2	28.0	50.0	2.0
<i>Atriplex dimorphostegia</i>	2.7	6.9	—	4.7	—	7.9	40.7	33.8	6.0
<i>Aristida karelinii</i>	3.0	3.4	6.2	0.6	—	3.1	46.0	38.4	2.8
Интенсивность света 100 тыс. лк									
<i>Chenopodium murale</i>	1.8	18.0	38.0	4.1	1.4	4.9	2.9	2.8	11.0
<i>Smirnowia turkestanica</i>	1.6	13.4	7.3	11.0	20.0	4.1	2.1	2.1	9.1
<i>Atriplex dimorphostegia</i>	11.3	5.0	2.7	1.6	0.8	10.0	44.2	18.0	1.8

* Сумма ФГК и фосфорных эфиров сахаров.

У C_3 -растения *Chenopodium murale* при 20 тыс. лк около 60% от ассимилированного углерода представлено интермедиатами цикла Кальвина. Значительная метка содержится и в C_4 -кислотах — малате и аспарате: на их долю приходится около 30% радиоактивности. Следует отметить, что процентное содержание C^{14} в отдельных веществах в исследуемый интервал времени (10—90 с) меняется мало за исключением конечных продуктов, таких как сахара.

Увеличение интенсивности света от 20 до 100 тыс. лк приводит к возрастанию скорости общей фиксации $C^{14}O_2$ у *Chenopodium murale* примерно в 4 раза. Возрастание общей фиксации $C^{14}O_2$ сопровождается следующими изменениями в метаболизме: увеличивается количество углерода, прошедшего через цикл Кальвина, и, в частности, очень резко возрастает радиоактивность в сахарозе, а также в глюкозе и фруктозе. По сравнению со слабым светом при насыщающей фотосинтез интенсивности света возрастает количество углерода в интермедиатах гликолатного пути — серине и глицине.

У *Smirnowia turkestanica* так же, как у *Chenopodium murale*, при 20 тыс. лк основное количество ассимилированного при коротких экспозициях углерода сосредоточивается в интермедиатах цикла Кальвина и аланине.

Хотя интенсивность фотосинтеза у *S. turkestanica*, как правило, ниже, чем у *Ch. murale*, однако для этого растения при тех же экспозициях характерна большая доля включения C^{14} в конечные метаболиты фотосинтеза — сахарозу, глюкозу и фруктозу.

Переход от слабого света к сильному у *S. turkestanica* вызывает в основном те же изменения в метаболизме C^{14} , что и у *Ch. murale*. При 100 тыс. лк скорость фиксации $C^{14}O_2$ возрастает примерно в 5 раз. При этом резко увеличивается количество C^{14} в ФГК и сахарах. По сравнению со слабым светом возрастает также метка в серине и глицине.

У представителя второй группы растений — *Haloxylon aphyllum* — основными продуктами кратковременной фиксации $C^{14}O_2$ при 20 тыс. лк являются малат и аспартат. Проведенное методом деградации определение положения C^{14} в молекуле малата показало, что 90% метки в малате заключено в четвертом углеродном атоме. Это указывает на то, что усвоение углерода у этого растения, как и у типичных C_4 -растений, идет путем β -карбоксилирования.

У *Aristida karelinii* — типичного C_4 -растения (так же, как и у *Haloxylon aphyllum*) — основными метаболитами фотосинтеза при 20 тыс. лк являются малат и аспартат. Однако у *A. karelinii* большая доля радиоактивности заключена в аспартате.

Близким к этому растению оказывается распределение углерода при 20 тыс. лк у другого представителя C_4 -растений — *Atriplex dimorpha*. При повышении интенсивности света до 100 тыс. лк у него отмечено возрастание фиксации $C^{14}O_2$ (в 2—2,5 раза), при этом уменьшается процент радиоактивности в малате и увеличивается в аланине. Повышение интенсивности света у этого растения не приводит к столь резкому возрастанию включения C^{14} в метаболиты цикла Кальвина и конечные продукты (сахара), как это наблюдалось у C_3 -растений при тех же экспозициях.

2. Влияние кислорода на метаболизм C_3 - и C_4 -растений

Среди исследованных C_3 -растений ингибирующий эффект кислорода на фотосинтез (при 20 и 100 тыс. лк) был наибольшим у *Chenopodium murale*. При 20 тыс. лк снижение содержания кислорода в воздухе до 1% увеличивает суммарную фиксацию $C^{14}O_2$ у этого растения примерно в 2 раза (рис. 1). При этом отмечено увеличение радиоактивности во всех соединениях (как C_3 - и C_6 -, так и C_4 -рядов). Наибольшее нарастание радиоактивности характерно для ФГК, фосфорных эфиров сахаров и аланина. В серине и глицине при 1% O_2 также содержится больше C^{14} . Изменение концентрации O_2 не влияет на включение C^{14} в сахарозу.

При насыщающем свете эффект Варбурга выражен слабее. Кислород ингибирует включение C^{14} в аланин и стимулирует включение его в серин и глицин. Отчетливого действия O_2 на интермедиаты цикла Кальвина не обнаружено (рис. 2).

Реакция метаболизма у *Smirnowia turkestanica* на изменение содержания кислорода аналогична той, которая отмечалась для *Chenopodium murale*: наибольшая отзывчивость на повышенное содержание кислорода наблюдалась для ФГК, монофосфатов сахаров и аланина. Ингибирующий эффект кислорода у *S. turkestanica* выражен слабее. В условиях 21% O_2 отмечается несколько большее включение C^{14} в глицин и серин по сравнению с 1% O_2 . В условиях насыщающей интенсивности света ингибирующий эффект кислорода на фотосинтез *S. turkestanica* проявляется слабо. Различия в радиоактивности сохраняются для аланина: при 1% O_2 радиоактивность его оказывается на 40—60% выше, чем при 21% O_2 . В отличие от *Ch. murale* у *S. turkestanica* отмечена некоторая стимуляция поступления C^{14} в сахарозу при повышенном содержании O_2 .

У представителя другой группы растений — *Haloxylon aphyllum* — не обнаружено чувствительности к кислороду по общей фиксации $C^{14}O_2$, но тем не менее отчетливо прослеживаются изменения в накоплении метки

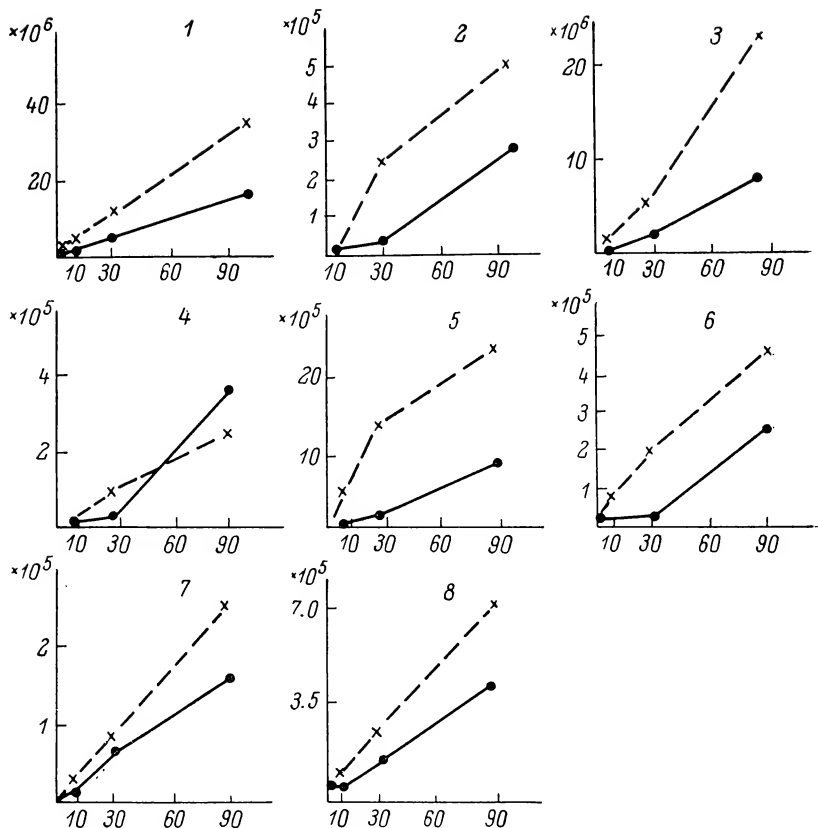


Рис. 1. Влияние кислорода на фотосинтетический метаболизм C^{14} у *Chenopodium murale* при 20 тыс. лк.

По оси абсцисс — время, в с; по оси ординат — радиоактивность, в расп./мин. на пробу; сплошная линия — при 21% O_2 , штриховая — при 1% O_2 . 1 — общая фиксация $C^{14}O_2$, 2 — [ФГК, 3 — фосфорные эфиры сахаров, 4 — сахароза, 5 — аланин, 6 — серин+глицин, 7 — малат, 8 — аспарат.

в отдельных соединениях. Эти изменения заключаются в том, что при 1% O_2 подавляется включение C^{14} в малат и аспарат и, наоборот, оно стимулируется в метаболиты цикла Кальвина, как у типичных C_3 -растений.

Рассмотрим результаты опытов по действию кислорода на метаболизм C_4 -растений. У *Aristida karelinii* при 1% O_2 и 20 тыс. лк общая фиксация $C^{14}O_2$ снижена по сравнению с 21% O_2 , т. е. наблюдается эффект, обратный эффекту Варбурга (рис. 3). Снижение общей фиксации $C^{14}O_2$ при 1% O_2 сопровождается резким торможением включения C^{14} в малат и аспарат, а также в глицин и серин. Что касается C_3 - и C_6 -соединений, то в условиях 1% O_2 так же, как и для всех рассмотренных ранее видов растений, у *A. karelinii* прослеживается обычный ингибирующий эффект кислорода на биосинтез фосфорных эфиров сахаров, аланина, а при увеличении экспозиции — и на биосинтез сахарозы и крахмала. Для этого растения характерно резкое возрастание радиоактивности в серине и глицине при 21% O_2 .

Иная зависимость метаболизма углерода от содержания O_2 была обнаружена у другого представителя C_4 -растений — *Atriplex dimorphostegia*. При снижении содержания кислорода в воздухе и при 20 тыс. лк у этого растения отмечаются изменения в распределении C^{14} среди метаболитов, аналогичные тем, которые наблюдались для C_3 -растений (рис. 4). Интенсивность фотосинтеза при 1% O_2 была выше, чем при 21% O_2 . При 1% O_2 стимулировалось включение углерода в фосфорные эфиры сахаров, в аланин, а также в малат. Интересно отметить, что сходная

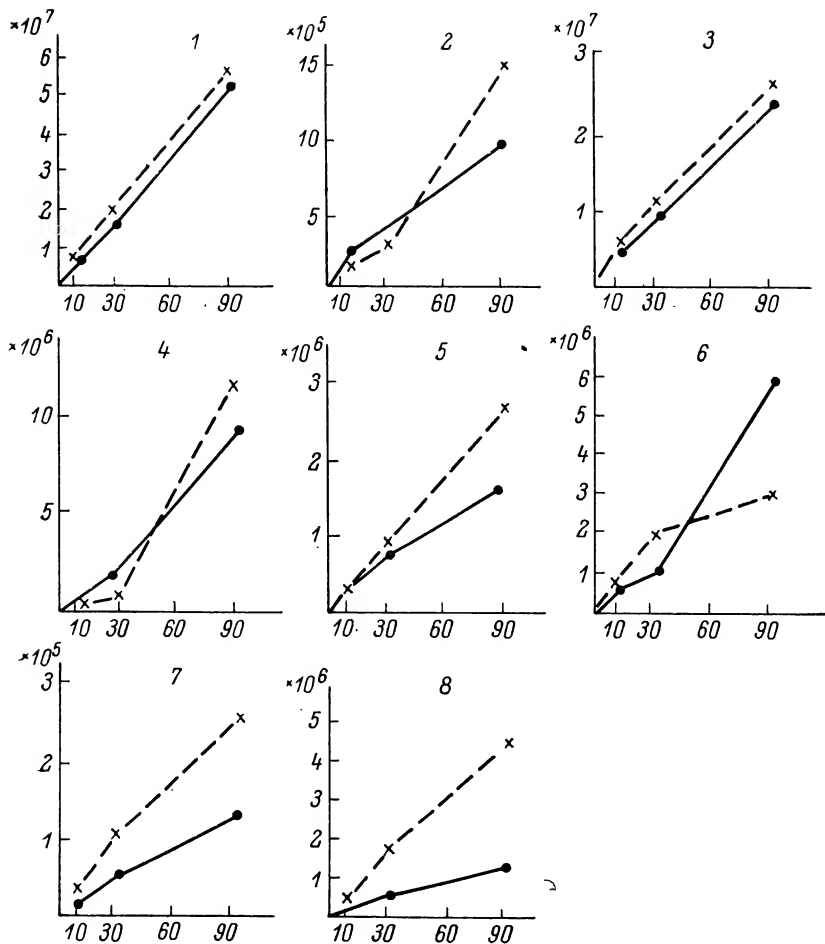


Рис. 2. Влияние кислорода на фотосинтетический метаболизм C^{14} у *Chenopodium murale* при 100 тыс. лк.

Обозначения те же, что на рис. 1.

картина метаболизма при действии кислорода была отмечена ранее для представителя сем. *Chenopodiaceae* — *Ch. murale*, принадлежащего, однако, к C_3 -растениям.

При насыщающей интенсивности света у *A. dimorphostegia* меняется знак реакции фотосинтеза на кислород (рис. 5): в условиях 1% O_2 отмечено снижение общей фиксации $C^{14}O_2$ по сравнению с 21% O_2 , т. е. имеет место «антиэффект» Варбурга, отмеченный ранее для *Aristida karelinii*.

Снижение содержания кислорода вызывает ингибирование включения C^{14} в малат (примерно в 1.8 раза по сравнению с вариантом при 21% O_2). Поскольку на долю малата и аспартата приходится значительная часть метки, снижение общей фиксации $C^{14}O_2$ в условиях 1% O_2 коррелирует в первую очередь с уменьшенным накоплением C^{14} в этих соединениях. При этом наибольшие изменения наблюдаются в радиоактивности малата. Для *Atriplex dimorphostegia* характерно при 1% O_2 ингибирование включения C^{14} в C_3 - и C_6 -соединения, прежде всего в фосфорные эфиры сахаров и аланин.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что содержание кислорода оказывает влияние на метаболизм C^{14} как у C_3 -, так и у C_4 -растений.

Среди исследованных C_3 -растений наиболее отчетливую реакцию на изменение концентрации кислорода показал вид *Chenopodium murale*.

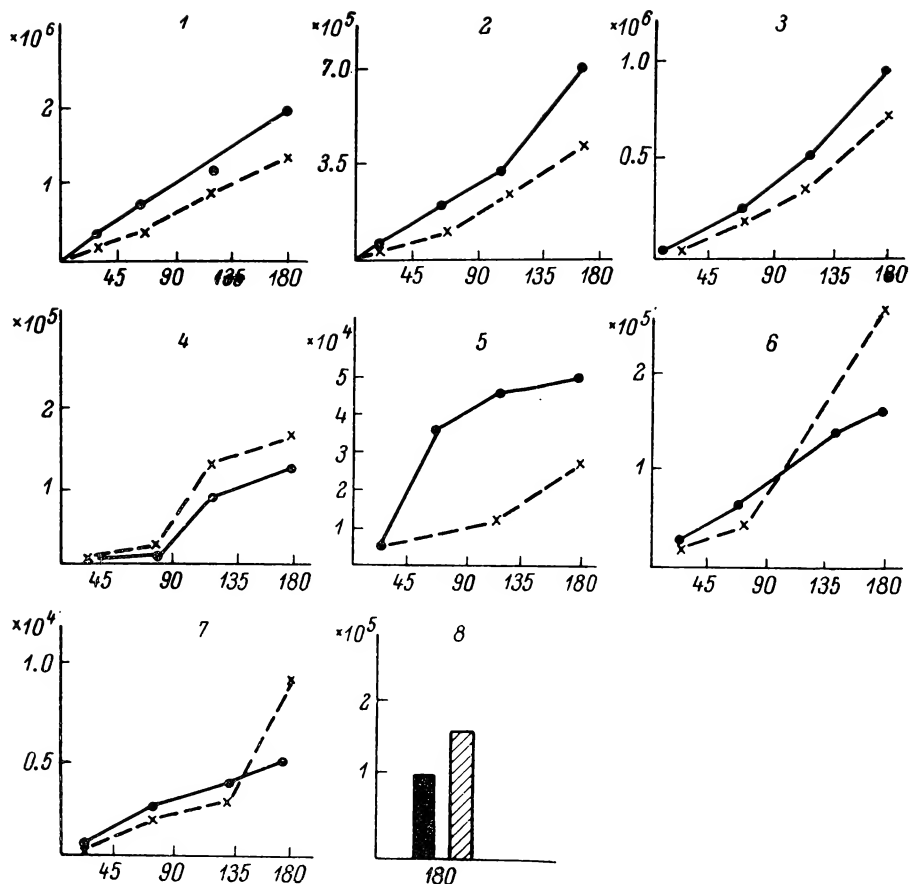


Рис. 3. Влияние кислорода на фотосинтетический метаболизм C^{14} у *Aristida karelinii* при 20 тыс. лк.

1 — общая фиксация $C^{14}O_2$, 2 — малат, 3 — аспаргат, 4 — аланин, 5 — глицин+серин, 6 — ФГК+фосфорные эфиры сахаров, 7 — сахароза, 8 — крахмал (диаграмма).
Остальные обозначения — те же, что на рис. 1.

Smirnowia turkestanica — бобовое растение с гликолатным путем усвоения углерода — обнаружило меньшую величину ингибирования фотосинтеза кислородом. Степень ингибирования фиксации $C^{14}O_2$ кислородом в сильной степени зависит от освещенности: максимальное ингибирование отмечалось при лимитирующей фотосинтез интенсивности света.

Основные различия в метаболизме углерода у C_3 -растений в зависимости от содержания кислорода сводятся к следующему.

При 21% O_2 подавляется включение углерода в C_3 и C_6 -соединения по сравнению с 1% O_2 , т. е. тормозится прохождение углерода по генеральному восстановительному руслу. Поскольку основная метка C^{14} приходится именно на интермедиаты цикла Кальвина (в первую очередь на фосфорные эфиры сахаров), ингибирование поступления углерода в эти соединения определяет собой общее подавление фиксации $C^{14}O_2$, отчетливо наблюдаемое в условиях ограничивающей фотосинтез интенсивности света. Меньшее поступление C^{14} в фосфорные эфиры сахаров при 21% O_2 по сравнению с 1% O_2 отмечалось также для листьев подсолнечника (Atkins et al., 1971).

Независимо от вида растений при высоких концентрациях кислорода тормозится включение C^{14} в аланин. Аналогичные данные о зависимости образования аланина от содержания кислорода были получены на фасоли (Viil, Pärnik, 1974; Poskuta et al., 1976). По-видимому, условия, при которых тормозится прохождение углерода через цикл Кальвина

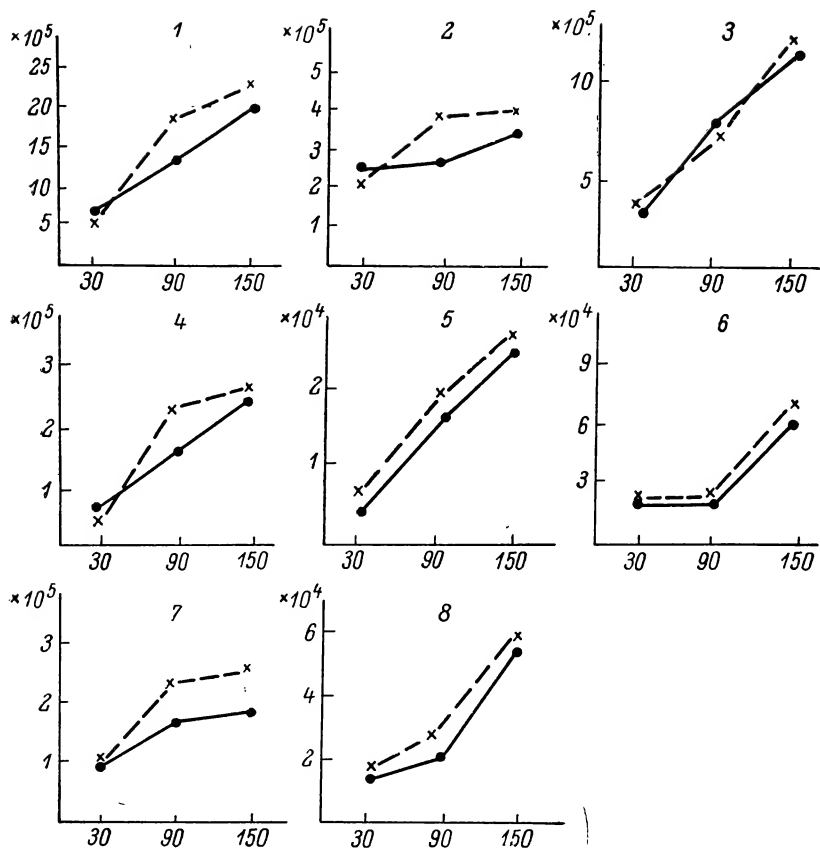


Рис. 4. Влияние кислорода на фотосинтетический метаболизм C^{14} у *Artiplex dimorphostegia* при 20 тыс. лк.

1—5 — то же, что на рис. 3; 6 — ФГК, 7 — фосфорные эфиры сахаров, 8 — сахароза. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

(слабый свет, повышенная концентрация кислорода), задерживают и включение C^{14} в аланин. Ранее было показано (Глаголева, Родыгина, 1974), что накопление метки в этой аминокислоте у хлореллы связано с функционированием II фотосистемы.

Поскольку аланин и C_4 -кислоты, такие как малат и аспартат, имеют общий предшественник, мы пытались выяснить, как влияет содержание кислорода на распределение метки между этими веществами у *Chenopodium murale* (табл. 2). При интенсивности света 20 тыс. лк и естественном содержании кислорода в воздухе отношение C_4 -кислоты/аланин равно 3—6, т. е. синтезируется больше органических кислот по сравнению с аланином. Снижение содержания кислорода до 1% приводит к большему накоплению метки в аланине, в результате чего отношение радиоактивности органических кислот к аланину уменьшается. Аналогичные данные о меньшем накоплении окисленных соединений при низком содержании кислорода содержатся в работе, выполненной на листьях подсолнечника (Fock et al., 1974).

При 100 тыс. лк усиливается включение C^{14} в аланин, тогда как появление метки в органических кислотах мало зависит от интенсивности света. Возрастание метки C^{14} в аланине приводит к уменьшению отношения C_4 -кислота/аланин по сравнению со слабым светом (20 тыс. лк). Понижение содержания O_2 при насыщающей интенсивности света усиливает включение C^{14} в органические кислоты по сравнению с аланином.

Интересно отметить, что у *Chenopodium murale*, в метаболизме которого большую роль играют органические кислоты, образование малата и аспартата при фотосинтезе также ингибируется кислородом. Таким об-

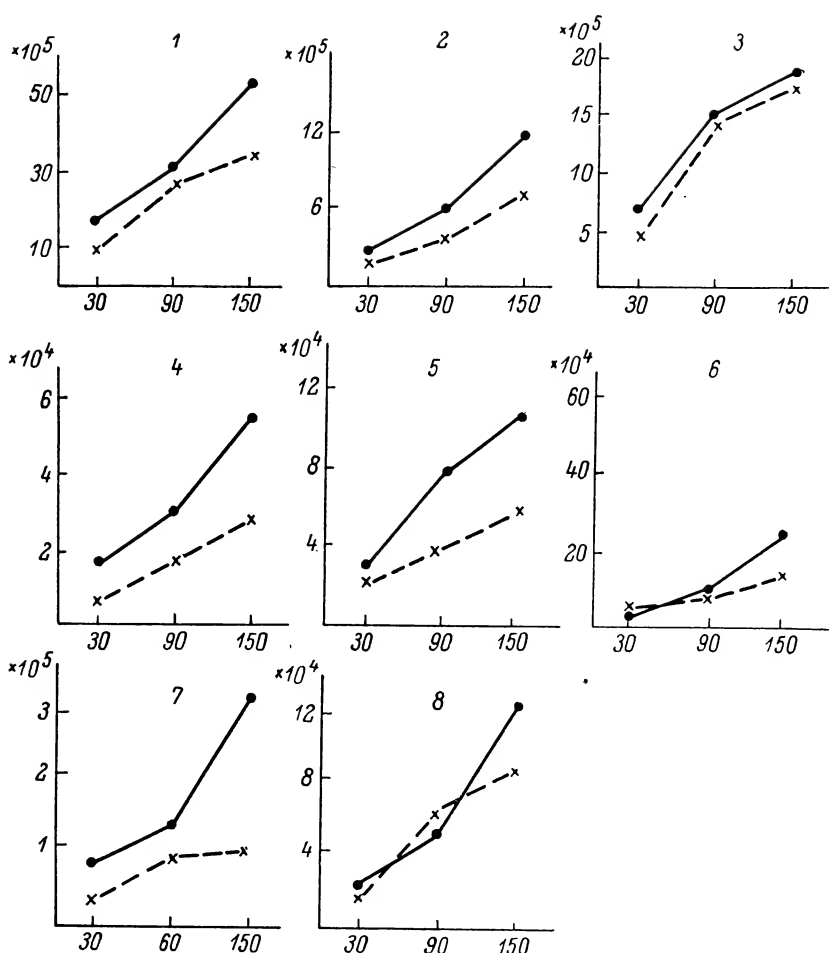


Рис. 5. Влияние кислорода на фотосинтетический метаболизм C^{14} у *Atriplex dimorpha* при 100 тыс. лк.

Обозначения те же, что на рис. 4.

разом, биосинтез не только трехуглеродных, но и четырехуглеродных соединений ингибируется кислородом и вследствие этого общий эффект его действия на фотосинтез у *Chenopodium murale* оказывается максимальным по сравнению с другими C_3 -растениями.

У другого C_3 -растения — *Smirnowia turkestanica* — основные изменения метаболизма при разном содержании кислорода те же, что и у *Chenopodium murale*. Характерной особенностью фотосинтетического метаболизма у *S. turkestanica* является более быстрое прохождение углерода до конечных продуктов — сахаров. Однако образование этих соединений (как и у *Chenopodium murale*) оказывается мало чувствительным к кислороду. Данные о независимости скорости биосинтеза сахарозы от содержания кислорода были также получены на фасоли (Voskresenskaya et al., 1970). Этому явлению в литературе дается следующее объяснение: предполагается, что при высокой концентрации кислорода усиливается образование сахарозы не из триозофосфатов, а через интермедиаты гликолатного пути (Bird et al., 1974; Вийль, 1976). Однако такой путь образования сахарозы предполагает локализацию этого процесса в цитоплазме. В то же время имеются данные о том, что глицин и серин (возможные предшественники синтеза сахарозы) локализованы не только в цитоплазме, но и в хлоропластах у C_3 - (Филиппова, Мамушина, 1973), а также и у C_4 -растений (Ходос, 1975).

ТАБЛИЦА 2

Включение C^{14} в аланин, малат и аспарат
у *Chenopodium murale* при разном содержании кислорода
и интенсивности света (в расп./мин. $\cdot 10^3$ на пробу)

Экспозиция (в присутствии $C^{14}O_2$)	Содержание O_2 , %	Малат + аспарат (C_4 -кислоты)	Аланин	C_4 -кислоты/аланин
---	----------------------	-----------------------------------	--------	-----------------------

Интенсивность света 20 тыс. лк

10	21	443	145	3.6
30	21	1234	180	6.8
90	21	5195	875	5.9
10	1	735	495	1.5
30	1	2454	1335	1.8
90	1	9710	2490	3.9

Интенсивность света 100 тыс. лк

10	21	415	252	1.7
30	21	1020	875	1.1
90	21	2485	1600	1.3
10	1	768	368	2.1
30	1	2960	1000	2.9
90	1	7250	2690	2.7

Кинетика включения C^{14} в серин и глицин у *Chenopodium murale* при коротких экспозициях и 1 и 21% O_2 не позволяет связать ингибирующее действие кислорода на фотосинтез с возможным вовлечением углерода через гликолатный путь. При 21% O_2 метка C^{14} в глицине и серине даже меньше, чем при 1% O_2 (рис. 1).

У *Smirnowia turkestanica*, наоборот, имеется тенденция к большему накоплению C^{14} в серине и глицине при 21% O_2 по сравнению с 1% O_2 . Однако наличие гликолатного пути у этого растения как типичного представителя бобовых, по-видимому, не может полностью объяснить ингибирующее влияние O_2 на суммарный газообмен.

Описанные выше изменения в скорости образования метаболитов в результате карбоксилирования на рибулезодифосфате отчетливо прослеживаются только при лимитирующей фотосинтез интенсивности света. В условиях насыщающей фотосинтез интенсивности света резко увеличивается включение $C^{14}O_2$ в сахара (в 10—20 раз по сравнению с условиями, когда фотосинтез ограничен этим фактором).

Поскольку с повышением интенсивности света от 20 до 100 тыс. лк скорость фиксации $C^{14}O_2$ возрастает и аналогичный же эффект вызывает снижение содержания кислорода, естественно было поставить вопрос, можно ли снижением содержания кислорода в воздухе до некоторой степени компенсировать недостаток света? Проведенное нами сравнение соответствующих вариантов опыта (табл. 3) показало, что такая взаимозаменяемость возможна. Так, у *Chenopodium murale* при слабой интенсивности света и при снижении содержания кислорода включение C^{14} в фосфорные эфиры сахаров и ФГК примерно равно соответствующим данным для вариантов при насыщающей интенсивности света и 21% O_2 . При этом значительные различия сохраняются во включении C^{14} в сахарозу.

Полученные нами данные соответствуют представлению об ингибировании кислородом ключевых ферментов цикла Кальвина — рибулезодифосфаткарбоксилазы (Бабаджанова и др., 1971; Chollet, 1974), а также триозофосфатдегидрогеназы и рибулезодифосфаткиназы (Gibbs, 1970).

Уменьшение ингибирующего действия кислорода на фотосинтез, наблюдавшееся в наших опытах при насыщающей интенсивности света, по-видимому, связано со световой стимуляцией этих ферментов (Ziegler, 1972). Нам представляется, что оксигенная активность РДФ-карбокси-

ТАБЛИЦА 3

Влияние кислорода при разной интенсивности света
на распределение C^{14} среди метаболитов
у *Chenopodium murale* (экспозиция 30 с)

Варианты опыта		Радиоактивность отдельных соединений, расп./мин $\cdot 10^3$									
содержание кислорода, %	интенсивность света, тыс. лк	общая радиоактивность	ФГК	монофосфаты сахаров	дифосфаты сахаров	сахароза	глюкоза + фруктоза	аланин	малат	аспартат	серин + глицин
21	20	4170	29	1570	587	29	Следы	180	630	600	158
1	20	12800	240	5480	1000	100	»	1300	880	1570	205
21	100	17900	320	6800	3200	730	260	870	500	520	2156
1	100	20400	264	6320	4080	1060	264	1000	1230	1730	1386

лазы не играет определяющей роли в суммарном эффекте кислорода на фотосинтез.

Как уже указывалось, один из основных выводов проделанной работы состоит в том, что метаболизм углерода не только у C_3 -, но и у C_4 -растений оказывается зависимым от содержания кислорода. Однако в отличие от C_3 -растений, у которых кислород оказывает ингибирующее действие на фиксацию $C^{14}O_2$, у исследованных нами C_4 -растений отмечено стимулирующее действие кислорода на этот процесс.

Сведения о возможности стимулирования кислородом фиксации $C^{14}O_2$ у C_4 -растений мы смогли найти лишь в работе Эдвардса с сотрудниками, выполненной на протопластах *Digitaria* (Huber, Edwards, 1976).

Можно предполагать, что различие в структурной организации C_3 - и C_4 -растений определяет собой разный характер зависимости фотосинтетического метаболизма от содержания кислорода. Зависимость суммарного фотосинтетического газообмена у C_4 -растений от кислорода определяется в большей степени соотношением работы двух циклов: первого — карбоксилирования на фосфоэнолпирувате, приводящего к образованию малата и аспартата, их дальнейшего декарбоксилирования и второго — собственно цикла Кальвина. Примером растения, у которого ингибирующее и стимулирующее действия кислорода на отдельные звенья фотосинтетического метаболизма сбалансировано, является *Haloxylon aphyllum* — растение, у которого, как предполагает Е. В. Вознесенская (1976), второй слой хлоренхимы выполняет функцию клеток обкладки. У этого растения в общем газообмене не наблюдается изменений в зависимости от содержания кислорода ни при лимитирующей, ни при насыщающей фотосинтез интенсивности света.

Большее накопление C^{14} в малате и аспартате с повышением содержания O_2 от 21 до 100% отмечалось также на листьях кукурузы (Lewanty et al., 1971), однако авторы связывают этот факт не с большей скоростью синтеза C_4 -кислот при повышении содержания кислорода, а с меньшей скоростью переноса C^{14} с дикарбоновых кислот на интермедиаты цикла Кальвина.

Пока мы не можем найти удовлетворительного объяснения тому факту, что у C_4 -растений включение C^{14} в дикарбоновые кислоты стимулируется кислородом, а у C_3 -растений, наоборот, ингибируется. По-видимому, различия связаны с необходимостью межтканевого транспорта C_4 -соединений к клеткам обкладки и возможным участием в транспорте процессов дыхания.

Что же касается клеток обкладки у C_4 -растений, то в них, по-видимому, происходит ингибирование тех же звеньев метаболизма, что и у типичных C_3 -растений. Зависимость суммарного газообмена от кислорода у C_4 -растений определяется в таком случае конкретными экологическими

условиями. Так, у *Atriplex dimorphostegia* при слабой интенсивности света кислород ингибирует фиксацию $C^{14}O_2$, а при насыщающей — стимулирует этот процесс. Интересно отметить, что чувствительным к кислороду звеном оказывается преимущественно биосинтез малата.

В общем эффекте действия кислорода на фотосинтез C_4 -растений должна быть проверена зависимость от концентрации кислорода этапов регенерации акцептора CO_2 . Регенерация акцептора может быть связана с интенсивностью темнового дыхания, которое в свою очередь обусловлено содержанием кислорода. На свету в такой сложной и гетерогенной системе, какой является лист, темновое дыхание может вносить свой вклад в общий метаболизм.

В заключение следует отметить, что зависимость скорости фиксации $C^{14}O_2$ от кислорода у C_3 - и C_4 -растений, отмеченная при секундных экспозициях, сохраняется и при увеличении длительности экспозиции до 10 мин.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а б а д ж а н о в а М. А., Н. Г. Д о м а н, Н. Г. Ч е к и н а. (1971). Выделение и очистка препаратов карбоксилазы рибулезодифосфата из листьев гороха и фасоли в атмосфере инертных газов. В кн.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л. — В и й л ь Ю. А. (1976). Действие кислорода на фотосинтетической метаболизм углерода в листьях фасоли при лимитирующих и насыщающих концентрациях CO_2 . В кн.: Регуляция роста и питания растений. Рига. — (В и й л ь Ю., Т. П я р н и к) V i i l J., T. P ä r n i k. (1974). Influence of oxygen upon photosynthetic carbon metabolism at high CO_2 concentration and saturating irradiance. *Photosynthetica*, 8, 3. — Вознесенская Е. В. (1976). Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. I. Бот. ж., 61, 3. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский, О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — (Воскресенская Н. П., Ю. А. В и й л ь, Г. С. Гришина, Т. Р. П я р н и к) V o s k r e s e n s k a y a N. P., J. A. V i i l, G. S. G r i s h i n a, T. R. P ä r n i k. (1970). Effect of oxygen concentration and light intensity on the distribution of labelled carbon in photosynthesis products in bean plants. *Photosynthetica*, 4, 1. — Гедемов Т. (1973). Пути первичной фиксации CO_2 у растений Юго-Восточных Каракумов. Тез. докл. V делегатск. съезда Всес. бот. общ. — Глаголева Т. А., Т. Н. Родыгина. (1974). О связи метаболизма меченого углерода у хлореллы с работой I и II фотосистем. Физиол. раст., 21, 6. — Глаголева Т. А., Р. М. Рейнус, А. Т. Мокроносов, О. В. Заленский. (1975). Влияние кислорода на фотосинтез и фотодыхание растений пустыни Юго-Восточных Каракумов. Бот. ж., 60, 7. — Гришина Г. С., С. Малишевский, А. Франкевич, Ю. Поскута, Н. П. Воскресенская. (1975). Сравнительное действие красного и синего света на метаболизм C^{14} у кукурузы при различных концентрациях кислорода. Физиол. раст., 22, 1. — Кэзэрберг О. Ф. (1972). Действие интенсивности света на продукты фотосинтеза у листьев фасоли. В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М. — Л а й с к А. Х. (1977). Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений. — Ф и л и п о в а Л. А., Н. С. М а м у ш и н а. (1973). О динамике передвижения ассимилятов из хлоропластов. В кн.: Транспорт ассимилятов и отложение веществ в запас у растений. Владивосток. — Х о д о с В. Н. (1975). Роль компартментов метаболитов в процессах регуляции и адаптации метаболизма в растительных клетках. — A t k i n s C. A., D. T. C a n v i n, H. F o c k. (1971). Intermediary metabolism of photosynthesis in relation to carbon dioxide evolution in sunflower. In: *Photosynthesis and photorespiration*. New York—London. — B i r d I. F., M. J. C o r n e l i u s, A. J. K e y s, C. P. W h i t t i n g h a m. (1974). Intracellular site of sucrose synthesis in leaves. *Phytochemistry*, 13, 1. — B l a c k C. C. (1973). Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO_2 uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24. — B o w e s G., W. L. O g r e n, K. H. H a g e m a n. (1971). Phosphoglycolate production catalyzed by ribulose diphosphate carboxylase. *Biochem. biophys. res. comm.*, 45, 3. — C h o l l e t R. (1974). $C^{14}O_2$ fixation and glycolate metabolism in the dark in isolated maize (*Zea mays*) bundle sheath strands. *Arch. biochem. biophys.*, 163, 2. — C o o m b s J., C. P. W h i t t i n g h a m. (1966). The mechanism of inhibition of photosynthesis by high partial pressures of oxygen in *Chlorella*. *Proc. Roy. Soc. B.*, 164. — E l l y a r d P. W., M. G i b b s. (1969). Inhibition of photosynthesis by oxygen in isolated spinach chloroplasts. *Plant physiol.*, 44, 8. — F o c k H., D. T. C a n v i n, B. R. G r a n t. (1971). Effect of oxygen and carbon dioxide on photosynthetic O_2 evolution and CO_2 uptake in sunflower and *Chlorella*. *Photosynthetica*, 5, 4. — G i b b s M. (1970). The inhibition of photosynthesis by oxygen. *Amer. Sci.*, 58. — G l i d e w e l l S. M., J. A. R a v e n. (1975). Measurement of simultaneous oxygen evolution and uptake in *Hydrodictyon africanum*. *J. Exp. Bot.*, 26, 93. — H u b e r S. C., G. E. E d w a r d s. (1976). A high-activity ATP translocator in mesophyll chloroplasts of *Digitaria sanguinalis*, a plant having the C_4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. *Biochim. Biophys. Acta*, 440. — L e w a n t y L., S. M a l e s z e w s k i, J. P o s k u t a. (1971). The effect of oxygen concentration on C^{14} incorpora-

tion into products of photosynthesis of detached leaves of maize. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 65, 5. — O s m o n d C. B., J. H. T r o u g h t o n, D. J. G o o d c h i l d. (1969). Physiological, biochemical and structural studies of photosynthesis and photorespiration in two species of *Atriplex*. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 61, 3. — P o s k u t a J., B. W r o b l e w s k a, M. M i k u l s k a. (1976). $C^{14}O_2$ uptake and photosynthetic products of bean leaves after 0.5 or 10 hours pretreatment of plants with 100% O_2 in light. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 78, 5. — T o l b e r t N. E. (1971). Leaf peroxisomes and photorespiration. In: Photosynthesis and photorespiration. New York—London. — Z e l i t c h I. (1975). Pathways of carbon fixation in green plants. Ann. Rev. Biochem., 44. — Z i e g l e r I. (1972). On the mechanism of activation of ribulose-5-phosphate kinase in isolated chloroplasts. In: Proc. II Intern. Congr. on Photosynthesis Res. The Hague.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 VII 1977.

S U M M A R Y

The kinetics of carbon incorporation in photosynthates was studied in C_3 - and C_4 -plants.

In C_3 -plants oxygen decreased the incorporation of carbon into the Calvin cycle intermediate, especially at unsaturating light intensity. The glycolate pathway was of minor importance in these plants. The real inhibitory effect of oxygen on the Calvin cycle enzymes is suggested.

In C_4 -plants oxygen stimulated the total $C^{14}O_2$ fixation and incorporation of C^{14} into malate and aspartate. At the same time oxygen inhibited the incorporation of carbon into Calvin cycle compounds as in C_3 -plants.

The present study shows that there are many oxygen sensitive stages in photosynthetic metabolism.

УДК 582.948.2 : 631.547.4 : 581.162.3

В. А. Верещагина

ИЗУЧЕНИЕ ГИНОДИЭЦИИ
У *ESCHIAM AMOENUM* (BORAGINACEAE)

1. ЦВЕТЕНИЕ И ОПЫЛЕНИЕ

V. A. VERESHCHAGINA. STUDY OF THE GYNODIOECY *ESCHIAM AMOENUM*
(BORAGINACEAE) 1. FLOWERING AND POLLINATION

В цветках эндемичного *Echium amoenum* рассматриваются адаптации, обеспечивающие как автогамию, так и ксеногамию. Установлена зависимость способов опыления от экологических условий, изучен состав опылителей, у *E. amoenum* впервые описана гинодиэция.

Эндемизм изучаемого вида не связан с характером цветения и опыления и фауной опылителей.

Синяк приятный *Echium amoenum* Fisch. et Mey. — эндемик Талышских гор. Флора Талыша, богатая и своеобразная, отличается высоким эндемизмом: в ней 162 вида, распространение которых ограничено только этим районом (Прилипко, 1970). Изучение эндемизма проливает свет на происхождение и возраст флоры и понимание ее истории. При этом необходимо всестороннее исследование биологии отдельных эндемов, включая цветение и опыление.

E. amoenum принадлежит к числу немногих видов рода *Echium*, встречающихся на территории Советского Союза. Согласно «Флоре СССР» (Попов, 1953), в нашей стране описано 5 видов этого рода, в основном двулетние и однолетние формы. *E. amoenum* — многолетнее растение.

Род *Echium* небогат видами. Их число, по данным разных авторов, колеблется от 30 до 40 (Gürke, 1897; Streu, 1931). Центр происхождения рода находится на островах Атлантического океана близ северо-западных берегов Африки — в Макронезии (о-ва Канарские, Азорские, Зеленого Мыса, Мадейра), которая входит в макронезийскую флористическую подобласть голарктики. Европейская часть СССР и Закавказье, где встречаются виды *Echium*, лежат на периферии ареала этого рода, чем, возможно, определяется их малочисленность здесь.

Некоторые виды *Echium* являются гинодиэчными, их популяции включают особи с нормальными обоеполыми цветками, другие — андростерильными, цветки которых функционируют как женские. К таким видам относятся *E. vulgare* (Дарвин, 1877), *E. virescens*, *E. simplex* (Knuth, 1898—1905), *E. russicum* (Верещагина, Ермишина, 1973). Разные половые формы цветков описаны также у *E. macranthum* (Knuth, 1898—1905). Можно предполагать, что устойчивая мужская стерильность, характеризующая гинодиэцию, свойственна и другим видам *Echium*, в том числе и *E. amoenum*. Исследования в этом направлении покажут, является ли гинодиэция генетически обусловленным признаком, свойственным определенному таксону, независимо от условий обитания его видов и их биологии, и ее распространение подчиняется закону гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова (1965), или же появление устойчивой мужской стерильности диктуется условиями внешней среды.

Литературных сведений об *Е. атоепит*, кроме тех, которые приводятся во «Флоре СССР» (Попов, 1953), нам обнаружить не удалось.

Место исследований, материал, методы

Полевые исследования и сбор материала были проведены на территории Азербайджана (Ленкоранский и Лерикский р-ны) в 1975—1976 гг.¹ Основной материал собран в окрестностях сел. Лерик, расположенного в среднем горном поясе, в долине между Буроварским и Пештаварским хребтами на высотах от 1000 до 2500 м над ур. м.

При проведении антокологических наблюдений мы применяли методику, предложенную А. Н. Пономаревым (1960). Количество нектара в цветках определяли объемным методом. При этом пользовались капиллярами из аппарата Панченко для определения РОЭ емкостью 2 мл. Капиллярами извлекали нектар из венчиков до тех пор, пока они не заполнялись до контрольной отметки. Подсчитывалось количество цветков, из которых извлекался нектар. Определение нектарности проводили в десятикратной повторности, затем вычисляли среднее количество нектара на цветок в миллилитрах.

Половые формы цветков определяли методом ходовых линий; при этом растения просматривали подряд без выбора на участках с обилием растений по шкале Друде сор₁—сор₂.

Материал для эмбриологического исследования фиксировали в смеси Чемберлена, спирт-уксусной кислоте и хромацетоформолом по Навашину с предшествующей пятиминутной обработкой в фиксаторе Карнуа. Микротомные срезы толщиной 12—15 мкм окрашивали гематоксилином по Гейденгайну и Делафильду, фуксинсернистой кислотой по Фельгену с подкраской светлым зеленым и по Модилевскому. Рисунки сделаны с помощью микроскопа МБИ-3 и рисовального аппарата РА-4.

Определение насекомых проведено на кафедре зоологии беспозвоночных животных Пермского университета доцентом К. Н. Бельтюковой. Я приношу ей свою искреннюю благодарность.

Результаты исследования

Е. атоепит — многолетнее растение, 30—50 см высотой, оттопыренно-щетилистое. Как правило, оно имеет несколько ветвящихся генеративных побегов, отходящих от основания стебля. Количество побегов колеблется от 2 до 17, среднее число побегов, подсчитанное у 100 растений, составило 3.35.

Зигоморфные цветки, собранные в многочисленные завитки, имеют крупные ворончатые венчики с окраской, варьирующей от розово-пурпурной до ярко-фиолетовой. Длина венчика от основания трубки до верхушки самого длинного зубца по данным 100 измерений — 3.82 ± 0.28 см. Растения имеют декоративный вид.

Пять тычинок неравной длины сростаются основаниями нитей с трубкой венчика, поэтому тычинки жестко фиксированы и каждая занимает в цветке определенное место. Свободные части тычиночных нитей длиной около 1 см согнуты в верхней трети под прямым углом в направлении центральной оси цветка. Четыре тычинки расположены с одной стороны венчика, а тычиночная нить пятой, самой короткой тычинки сростается с противоположной внутренней стороной венчика, образуя свисающую перегородку в его трубке. Эта продольная перегородка делит свободное пространство трубки венчика на две узких конусообразных камеры (рис. 1, 3, 4).

Пыльники располагаются в цветке на разных уровнях, ступенчато.

¹ Приношу глубокую благодарность директору Гирканского заповедника А. С. Абдуллаеву и директору Лерикского лесхоза Г. Суджаеву за помощь в организации полевых исследований.



Рис. 1. Цветок *E. atropurpureum*.

1 — общий вид, 2 — мужская фаза развития цветка, 3 — цветок с созревшим рыльцем, 4 — вход в зев венчика (а — перегородка в трубке венчика).

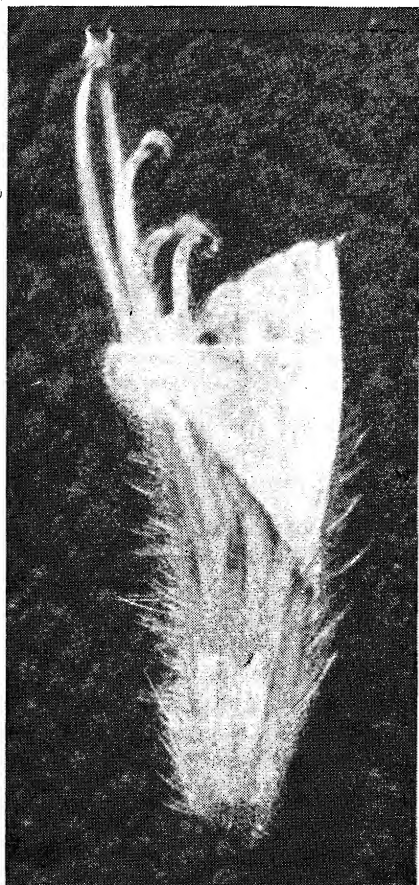
Пыльник самой короткой тычинки находится примерно на середине трубки венчика, вторая и третья тычинки равной длины, их пыльники выше первой на 3 мм, четвертая — длиннее второй и третьей, но короче пятой на 3 мм. Рыльце пестика при раскрывании цветка занимает место между 2—3 и 4 пыльниками, лопасти его в это время сомкнуты (рис. 1, 2). Рост столбика и раскрывание рыльца происходят в течение 20—24 час.; к концу этого срока рыльце становится вильчатым, слегка выступает из зева венчика, возвышаясь над пыльниками. Таким образом, цветки синяка приятного протерандричны, цветение начинается с мужской фазы. В цветке *E. atropurpureum* сочетаются приспособления как к самоопылению, так и к перекрестному опылению.

Механизм самоопыления у цветка *E. atropurpureum*. В период мужской фазы развития цветка, когда пыльники вскрыты, растущее рыльце неизбежно касается пыльников, оно проталкивается между ними, покрываясь голубой пылью. Пыльца несипуча и поэтому удерживается волосками столбика. К моменту своего созревания рыльце оказывается на одном уровне с пыльником самой длинной тычинки, и если происходит их взаимное касание, липкое рыльце «удерживает» пыльник. Этот контакт рыльца с пыльником не могут нарушить даже манипуляции с цветком, которые мы проводили при его фотографировании (срезали цветок, удаляли часть венчика). Мы не подсчитывали число цветков с контактной автогамией, но описанная картина производила впечатление обычной, во всяком случае отыскать цветок с пыльником, удерживаемым рыльцем, не составляло труда (рис. 2).

Контакт рыльца и пыльников не происходит, если рыльце направлено косо вверх и находится чуть выше пыльников, но в любом случае лопасти рыльца с наружной стороны покрыты собственной пылью. Так как пыльца попадает на наружную часть лопастей рыльца, которое еще не созрело для ее приема, прорастание собственной пыльцы в первый день цветения, по всей вероятности, не происходит.

Изучая морфологию цветка синяка приятного и фиксируя свое внимание только на ней, можно прийти к ошибочному выводу об облигатности автогамии у этого вида. В действительности это не так. Необходимо иметь в виду, что механизм самоопыления может сработать при двух условиях: 1) в первый день цветения исключаются посещения цветков насекомыми, которые опустошают пыльники, резко снижая вероятность попадания пыльцы на рыльце того же цветка; 2) отсутствует физиологический барьер — самонесовместимость.

Приспособления к перекрестному опылению у *E. atropurpureum*. Цветки синяка приятного имеют классически энтомофильный облик: крупные, яркие, собранные группами. У одной особи большое число генеративных побегов. Цветок имеет хорошо развитый



нектарник, охватывающий кольцом основание завязи и продуцирующий крупную каплю нектара. Растение является хорошим медоносом.

Результаты определения количества нектара в цветках *E. atoenit* представлены в табл. 1. Эти данные характеризуют общую нектароносность вида. Динамику нектаровыделения в цветках разного возраста мы не изучали. В одну пробу попадали и только что распустившиеся цветки и цветки, уже опыленные; их венчики имели более темный оттенок, а лопасти рыльца начинали подсыхать и скручиваться. Этим в значительной мере объясняется колебание количества нектара в цветках. Кроме того, цветки не изолировались от насекомых, так что некоторые из них были уже опустошены.

Тем не менее полученные данные свидетельствуют о высокой нектарности *E. atoenit*. Для сравнения можно указать, что количество нектара на цветок у *E. vulgare* — признанного медоноса — 7 мг (Пономарев и Банникова, 1960). Если перевести вес в объем, допустив, что удельный вес

нектара равен удельному весу воды, получим число 0.007 мл. Следовательно, по объему количество нектара в цветке *E. atoenit* в несколько раз больше, чем у *E. vulgare*.

Насекомые охотно посещают цветки *E. atoenit* для сбора нектара, но видовой состав опылителей небогат. Основные посетители синяка приятного — пчелы из сем. Apidae: пчела медоносная *Apis mellifera* и эвцера *Eucera longicornis*, составившие большую часть насекомых, собранных нами в цветках (76%). Кроме того, в цветках синяка приятного встречаются жуки-оленьки из сем. Scarabaeidae (17%) и единичные бабочки-пестрянки сем. Zygaenidae. Эти насекомые имеют обширный ареал;

ТАБЛИЦА 1
Нектарность обоеполых цветков *E. atoenit*

Количество нектара, мл	Количество цветков, с которых собран нектар	Среднее количество нектара на цветок, мл
2.00	44	0.045
2.00	25	0.080
2.00	44	0.045
2.00	26	0.077
2.00	33	0.060
2.00	39	0.051
2.00	41	0.048
2.00	52	0.038
2.00	41	0.048
2.00	34	0.058
Всего 20.00	Всего 379	Среднее 0.053

и, таким образом, эндемизм *E. atoenit* не связан с опылением его узко специализированными или эндемичными насекомыми. Эвцеры находят приют в цветках синяка на ночь и в дождливую погоду. В туманные дни, которые часты в Лерике, мы находили оцепеневших пчелок, укрывшихся (зачастую по две) в глубине трубки венчика.

Насекомые, посещая цветки, могут осуществлять только перекрестное опыление. Путь пчелы в цветке строго постоянен. В глубине венчика отчетливо видны два канала, открывающие доступ к нектару. Границей между ними, как указывалось выше, служит тычиночная нить самой короткой тычинки (рис. 1, 4). Насекомые пробираются к этим каналам, пользуясь тычиночными нитями как мостиком, а обращенные вверх пыльники при этом освобождаются от пыльцы, которая остается на теле насекомого. Перелетая на цветки, где рыльце уже созрело и находится у входа в зев венчика, насекомое «наносит» на него пыльцу. В цветках после посещения их насекомыми вероятность автогамии мала, так как пыльники длинных тычинок опустошены.

Таким образом, протерандрия цветков синяка приятного, большое количество нектара и морфология цветка выступают в качестве приспособлений, обеспечивающих ксеногамию.

Г и н о д и э ц и я. Одним из приспособлений к перекрестному опылению растений является гинодиэция. У *E. atoeum* нами были обнаружены наряду с обоеполыми растениями функционально женские растения со стерильными пыльниками. Так же, как у *E. vulgare* и *E. russicum*, количество женских особей в популяции невелико. При просмотре 447 растений со стерильными пыльниками оказались всего 4 (0.89%), с общим числом генеративных побегов — 24.

Как известно, у многих гинодиэцичных видов из разных семейств растения с мужской стерильностью морфологически хорошо отличаются от обоеполых (Пономарев, Демьянова, 1975). В этом отношении не являются исключением *E. vulgare* и *E. russicum* (Верещагина, 1975), у которых цветки функционально женских растений мельче, тычинки короче, пыльники желтовато-коричневые, сморщенные (нормальные тычинки с голубыми пыльниками).

У *E. atoeum* растения с мужской стерильностью имеют цветки, венчик которых почти на 1 см короче, чем у обоеполых; его средняя длина 2.63 ± 0.30 см. В целом эти растения выглядят угнетенными по сравнению с обоеполыми, число генеративных побегов у них от 2 до 3. Но мы нашли также одно андростерильное растение с 16 генеративными побегами, отличие которого от обоеполых состояло только в том, что его цветки имели стерильные коричневые пыльники, а венчик не был уменьшен (размер венчика 3.82 ± 0.30 см). Такая разница в облике растений в пределах одной половой формы — факт, привлекающий внимание, но не находящий пока объяснения.

Функционально женские растения могут опыляться только перекрестно, и, следовательно, гинодиэцию *E. atoeum* можно рассматривать как еще одно приспособление к ксеногамии.

Семенная продуктивность. Семенная продуктивность *E. atoeum* вычислялась в расчете на семяпочку. Это легко сделать, зная, что цветок бурачниковых всегда содержит четыре семяпочки, каждая из которых может образовать плод — эрем. Реальная семенная продуктивность находится, таким образом, как соотношение числа образовавшихся семян к числу семяпочек.

Некоторые данные по семенной продуктивности представлены в табл. 2; они неполны, поскольку в 1975 г. подсчет был сделан только для обоеполых растений. Тем не менее эти сведения дополняют наблюдения за цветением и опылением и в этом качестве их следует рассмотреть.

В 1975 и 1976 гг. семенная продуктивность обоеполых цветков *E. atoeum* была различной. Мы объясняем эту разницу тем, что цветение синяка приятного в 1976 г. происходило в крайне неблагоприятных условиях: была небывало снежная для Талыша зима и затяжная холодная весна, которая сдвинула сроки цветения. В 1975 г. цветение началось 8—10 V, а в 1976 г. задержалось до конца мая и происходило в дождливую и туманную погоду. Эти условия были неблагоприятны для работы насекомых-опылителей, и семена образовали лишь немногим более половины семяпочек (52.8—66.05%). Можно предполагать, что

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность обоеполюх и женских цветков *E. atoenit*

Год	Место сбора материала	Число						Семенная про- дуктивность, %	
		цветков		семязпочек в этнх цветках		образовав- шихся семян			
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1975	Лерик, склон около р. Гышга-Дара	200	—	800	—	715	—	89.37	—
1976	Лерик, склон около р. Гышга-Дара	450	115	1800	460	1189	12	66.05	2.6
	Ленкоранский р-н, около с. Даштатук	250	—	1000	—	528	—	52.8	—

семена завязались преимущественно в результате самоопыления. В 1975 г. завязывание семян было значительно выше (89.37%), в результате сочетания автогамии и ксеногамии, осуществляемой насекомыми.

То, что самоопыление для *E. atoenit* имеет большое значение, показывает невысокая семенная продуктивность женских растений, у которых оно исключено из-за стерильности пыльцы; в их цветках только 2.6% семяпочек образовали семена. По всей вероятности, у обоеполюх цветков *E. atoenit* соотношение автогамии и ксеногамии может колебаться в широких пределах в зависимости от складывающейся экологической обстановки.

В продукции семян доля женских растений невелика, однако семена с этих растений будучи гибридными дают потомство, обладающее гибридной мощностью, и этим вносят свой вклад в процветание популяции.

Самосовместимость у *E. atoenit*. Для окончательного решения вопроса, происходит ли оплодотворение в обоеполюх цветках при опылении собственной пыльцой, был поставлен следующий опыт. В первый день цветения в период мужской фазы развития цветка мы наносили на незрелое рыльце пыльцу из пыльников этого же цветка, так как именно в это время в естественных условиях возможно попадание на рыльце собственной пыльцы. Растения изолировались от посещений насекомыми. Через 28—29 час. после опыления столбики и завязи цветков были зафиксированы.

Для правильной оценки эмбриологических картин необходимы данные о строении зародышевого мешка *E. atoenit*. Как указывается в литературе (Schnarf, 1934; Davis, 1966), зародышевый мешок бурачниковых может быть моно- и биспорическим, развиваясь по типу *Polygonum*, *Allium* или *Scilla*. Однако в этом отношении изучен ограниченный круг видов и о типе развития зародышевого мешка у *E. atoenit* данные отсутствуют.

Мы провели эмбриологическое исследование *E. atoenit*, изучив 936 постоянных препаратов. Сформированный зародышевый мешок *E. atoenit* содержит восемь ядер, образующихся в результате трех делений (рис. 3, 1—3). Полярные ядра перед оплодотворением сливаются в крупное ядро центральной клетки (рис. 3, 4). Обращает на себя внимание быстрый и значительный рост зародышевого мешка, начинающийся с момента слияния полярных ядер. Готовый к оплодотворению зародышевый мешок с центральным ядром намного превосходит по объему зародышевый мешок с полярными ядрами (рис. 3, 4). Антиподы обнаруживают признаки ранней дегенерации, и перед оплодотворением можно заметить лишь их остатки. Ядра синергид крупнее ядра яйцеклетки, с глыбками хроматина. В основных чертах зародышевый мешок *E. atoenit* имеет такое же строение, как и у *E. vulgare* (Верещагина, 1976).

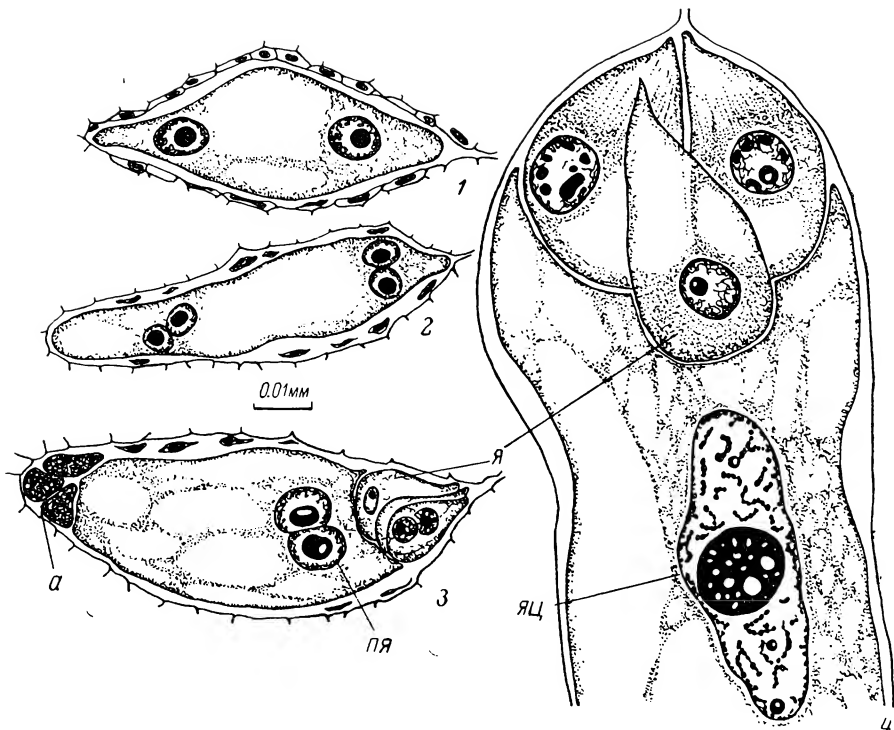


Рис. 3. Зародышевый мешок *E. atoenit*.

1—3 — последовательные стадии формирования зародышевого мешка, 4 — зародышевый мешок перед оплодотворением.

а — антиподы, пя — полярные ядра, яц — ядро центральной клетки, я — яйцеклетка.

При эмбриологическом изучении искусственно самоопыленных цветков *E. vulgare* были обнаружены фрагменты картин, свидетельствующих об осуществившемся проникновении пыльцевой трубки и двойном оплодотворении — расплывшиеся синергиды, спермии в центральных ядрах, профазы первого митоза первичного ядра эндосперма. Таким образом, у *E. atoenit* существует совместимость пыльцы с рыльцем при самоопылении и, следовательно, оно эффективно даже в том случае, если пыльца попадает на еще незрелое рыльце пестика.

Итак, наблюдения за цветением сныка приятного показали, что у этого эндемичного вида перекрестное опыление сочетается с самоопылением, причем приспособления как к тому, так и другому способам хорошо выражены. Каждый из них в зависимости от условий может выступать в качестве как основного, так и резервного.

Лабильность способов опыления, способность переходить от перекрестного опыления к самоопылению, как указала Н. В. Первухина (1970), свойственна многим покрытосеменным и имеет важное эволюционное значение. В данном случае сочетание двух способов опыления обеспечивает успешное семенное размножение *E. atoenit*. Гинодизия, характеризующая данный вид, гарантирует появление определенного количества гибридных семян даже при явном преобладании самоопыления.

По-видимому, узкий эндемизм *E. atoenit* не связан с характером цветения и опыления или эндемизмом опылителей. Здесь проявляется влияние иных факторов, ограничивающих ареал этого вида горами Талыша.

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н. И. (1965). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избр. тр., 5. — Вережагина В. А. (1975). Об опылении некоторых гинодизичных видов *Echium*. Экология опыления. Межвуз. сб. ст., 1. — Вережагина В. А. (1976). О некоторых эмбриологических особенностях гинодизичных видов *Echium*. Бот. ж., 61, 11. — Вережагина В. А., О. М. Ермашина.

(1973). Изучение мейоза в микроспороцитах у половых форм цветков *Echium russicum* J. F. Gmel. Бот. ж., 58, 12. — Д а р в и н Ч. (1877). Разные формы цветков у растений одного и того же вида. Собр. соч., 7, 1948. — П е р в у х и н а Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. — П о н о м а р е в А. Н. (1960). Изучение цветения и опыления растений. Полевая геоботаника, 2. — П о н о м а р е в А. Н., В. А. Б а н н и к о в а. (1960). Изучение нектарности в связи с биологией цветка. Учен. зап. Пермск. унив., 13, 1. — П о н о м а р е в А. Н., Е. И. Д е м ь я н о в а. (1975). К изучению гинодиэзии у растений. Бот. ж., 60, 1. — П о п о в М. Г. (1953). *Boraginaceae*. Флора СССР, XIX. — П р и л и п к о Л. И. (1970). Растительный покров Азербайджана. — D a v i s G. L. (1966). *Sistematic embryology of the Angiosperms*. — G ü r k e. (1897). *Boraginaceae*. In: E n g l e r, P r a n t l. Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV. — K n u t h P. (1898—1905). *Handbuch der Blütenbiologie*, I—III. — S c h n a r f K. (1931). *Vergleichende Embryologie der Angiospermen*. — S t r e y M. (1931). *Karyologische Studien an Boraginaceae*. *Planta*, 14, 4.

Пермский
государственный университет.

Получено 15 XI 1976.

S U M M A R Y

The study of flowering and pollination in *Echium amoenum* Fisch. et Mey. has shown that flowers of this species possess adaptations providing self-pollination as well as cross-pollination. The adaptation for cross-pollination only is the gynodioecia for the first time described in this species.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.47 : 581.15 : 581.4

С. А. Дыренков

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

В ГИБРИДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЕЛИ

PICEA ABIES (L.) KARST. $\times$ *PICEA OBOVATA* LEDEB.
НА ВЕПСОВСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

S. A. DYRENKOV. VARIABILITY OF SOME MORPHOLOGICAL CHARACTERS IN HYBRID POPULATIONS OF SPRUCE *PICEA ABIES* (L.) KARST. $\times$ *PICEA OBOVATA* LEDEB. ON VEPS ELEVATION

В двух симпатрических гибридных ценопопуляциях ели анализируется изменчивость некоторых морфологических признаков, в том числе обычно используемых для установления различий *Picea abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ledeb. Показано, что в процессе интрогрессивной гибридизации формируются достаточно однородные по морфологическим признакам особи ценопопуляции, которые в геоботанических исследованиях вполне можно рассматривать как «одновидовые», принадлежащие *Picea* $\times$ *fennica* (Regel) Kom.

На европейском Севере имеются широкая полоса территории и ряд отдельных изолированных районов, где местные популяции ели характеризуются широким варьированием у особей тех признаков, по которым принято отличать *Picea abies* (L.) Karst. от *Picea obovata* Ledeb. Большинство современных ботаников вслед за Е. Г. Бобровым (1944, 1974) считают это явление следствием описанной Е. Андерсоном (Anderson, 1949, 1953) интрогрессивной гибридизации, происходящей «при встречных миграциях на протяжении многих веков и даже тысячелетий» (Бобров, 1974, с. 62).

В разных местах русского Севера, где сейчас имеются симпатрические гибридные популяции ели, первая встреча их прародительских видов состоялась неодновременно: где-то в межстадиалы, где-то после отступления последнего ледника. Как наиболее общая закономерность, связанная с этим обстоятельством, отмечается трансгрессивность переходных гибридных форм с непрерывным и постепенным возрастанием признаков *P. abies* и убыванием признаков *P. obovata* с северо-востока (востока) на юго-запад (запад) (Данилов, 1943; Карпенко, 1968; Попов, 1974; Морозов, 1976, и др.).

Продолжающаяся и теперь интрогрессивная гибридизация в различных географических районах по-разному контролируется внешними условиями, поскольку и современный макроклимат, и структура ландшафтов (набор и пространственная мозаика определенных типов биогеоценозов) в них неодинаковы. Особое значение в филогенезе рода *Picea* имела конкуренция со стороны других древесных пород, в результате которой, по заключению Шмидт-Фогта (Schmidt-Vogt, 1976), физиологический оптимум условий роста елей теперь лежит почти исключительно в местообитаниях вне исторически сложившегося ареала.

В сводке о двух рассматриваемых видах ели Л. Ф. Правдин (1975, с. 157) резюмирует: «Генетическая структура современных популяций ели есть следствие сильной изменчивости гибридного потомства и есте-

ственного отбора в соответствующих экологических условиях». При исследовании симпатрических гибридных ценопопуляций как биологических подсистем растительных сообществ всегда важно решить вопрос: следует ли на данном участке (в данном фитоценозе) предположить существование нескольких (минимально — двух) ценопопуляций или следует рассмотреть всю совокупность особей ели как единую «одновидовую» ценопопуляцию формирующегося нового вида (*Picea fennica* (Regel) Kom., *P. medioxima* Nyl., *P. uralensis* Turp., и др.)?

В зависимости от цели предстоящего исследования и принимаемого уровня структуризации подсистемы «ценопопуляция» решение этого вопроса может быть различным и характеризоваться, с точки зрения генетики популяций, разной глубиной.

Например, в наших работах по изучению возрастной структуры и динамики ельников европейской средней и южной тайги, выполненных главным образом на материалах, полученных в симпатрических гибридных популяциях (Дыренков, 1966, 1976), решение не было сложным. В качестве подсистем системы «ценопопуляция» выделялись условно разновозрастные поколения с амплитудой возраста особей до 40 лет («древостой элементов леса» по Н. В. Третьякову, 1927, 1956), у которых изучалась возрастная динамика таксационных признаков, используемых для внешнего описания подсистем, их распознавания и моделирования и относящихся, с точки зрения генетики, к полигенным (Вилли, Детье, 1975; Бейсон, 1976, и др.). В нашем случае основными из них были диаметр дерева на высоте груди (1.3 м над корневой шейкой, согласно традиции лесотаксационных исследований) и среднепериодическое изменение (за 10 лет) диаметра (текущий прирост). В генетически наиболее однородных аллопатрических ценопопуляциях «хороших» видов признаки с полигенной наследуемостью, как известно, дают мономодальные распределения, близкие к нормальным. Поэтому при наличии в одном фитоценозе достаточно выраженных ценопопуляций разных видов одного рода мы вправе ожидать каких-то деформаций, скажем «общего для ели» распределения особей по разрядам любого полигенного признака. Достоверно показанная многовершинность такого распределения была бы серьезным аргументом в пользу наличия на территории более чем одной ценопопуляции. В то же время отсутствие деформаций мономодального распределения не является достаточным доводом в пользу отсутствия нескольких популяций. Оно дает только основания для анализа структуры «еловой части» древесного яруса как однородной статистической совокупности, для построения общей статистической модели структуры и динамики этой совокупности с использованием аппроксимации эмпирических распределений величин признаков известными типами распределений.

В табл. 1 показаны статистические оценки распределений числа особей по ступеням толщины (диаметр на высоте груди 1.3 м) для условно разновозрастных 40-летних поколений ели в симпатрических гибридных популяциях *P. obovata* × *P. abies* из двух районов наших исследований. Эти ряды распределения непрерывны, мономодальны и принадлежат обширному семейству кривых распределения Пирсона типа I (Дыренков, 1969, 1976).

Во многих случаях, однако, геоботанику требуется большая степень уверенности в достаточной однородности генетической структуры ценопопуляций. При статистическом анализе материала, который можно получить в сложившихся природных популяциях, следует иметь данные о распределении особей по тем внешним признакам, которые наиболее верно служат систематикам для различения прародительских видов.

С одобрения специалиста по систематике рода *Picea* Е. Г. Боброва¹ была выполнена специальная работа по анализу изменчивости морфологических признаков шишек ели в гибридных ценопопуляциях.²

¹ Пользуюсь случаем выразить профессору Е. Г. Боброву свою глубокую благодарность за консультацию.

² В сборе материалов и их первичной обработке принимали участие Б. В. Дыренкова и В. И. Буторин.

ТАБЛИЦА 1

Ряды распределения числа стволов по ступеням толщины в древостоях коренных фитоценозов ельников в неосвоенных лесных массивах

Характеристика древостоев				Статистики рядов распределения						критерии (х) для установления типа кривой распределения Пирсона	
лесные растительные ассоциации	по поколениям («элементам леса»)			средний арифметический диаметр древостоя элемента леса (математическое ожидание) $\bar{X}$, см	основное отклонение σ , см	коэффициент вариации V , %	асимметрия S	экцесс E			
	возраст, лет	запас древесины, м ³ /га	число стволов, экз./га								
Е л ь н и к и В е п с о в с к о й в о з в ы ш е н н о с т и (Ленинградская и Вологодская области)											
Piceetum oxalidoso-myrttilosum	81—120	235	630	20.1	6.1	30.3	+0.45	-0.08	-0.18		
	121—160	305	692	21.7	6.7	31.3	+0.25	-0.31	-0.05		
	161—200	44	117	22.9	4.1	19.1	+0.31	-0.06	-0.18		
Piceetum myrttilosum	41—80	20	1153	9.4	5.6	59.0	+0.82	-0.14	-0.17		
	81—120	26	123	15.6	6.3	40.2	+1.12	-0.24	-0.34		
	121—160	148	242	25.0	8.1	32.2	+0.17	-0.52	-0.02		
Piceetum myrttiloso-sphagnosum	161—200	50	51	33.0	6.1	18.5	-0.23	-2.62	-0.01		
	81—120	35	233	14.9	4.5	30.2	+1.06	+2.20	-0.02		
	121—160	62	157	21.8	6.6	30.4	-0.29	-0.19	-0.09		
	161—200	82	117	28.4	6.9	24.2	-0.07	-0.30	-0.01		
	201—240	48	45	34.8	6.6	18.9	-0.79	+0.11	-0.25		
Е л ь н и к и В ы ч е г о д с к о - М е з е н с к о й р а в н и н ы (Архангельская обл. и Коми АССР)											
Piceetum myrttilosum	81—120	3	56	10.4	3.4	32.5	+1.14	+1.35	-0.42		
	121—160	25	163	15.2	5.3	34.6	+0.42	-0.31	-0.10		
	161—200	63	240	19.5	5.3	27.1	+0.11	-0.29	-0.01		
Piceetum myrttiloso-polytrichosum	201—240	139	237	26.3	6.2	23.5	+0.23	-0.21	-0.07		
	81—120	5	443	5.5	2.9	52.2	+2.35	+6.20	-1.68		
	121—160	38	372	12.7	5.3	42.1	+0.46	-0.12	-0.16		
	161—200	51	307	15.8	5.3	33.3	+0.52	+0.34	-1.62		
	201—240	51	189	19.2	6.5	34.0	-0.02	-0.72	-0.00		
	241—280	30	100	20.4	6.3	30.9	-0.33	-0.47	-0.05		

Район исследования расположен на западе той широкой непрерывной полосы территории, где происходит интрогрессивная гибридизация *P. abies* и *P. obovata* (см. Карту ареалов в работе Правдина, 1975).

Вепсовская возвышенность — довольно высокая пологоволнистая, холмистая почти бессточная равнина; 25—16.5 тыс. лет назад она была покрыта ледниками. Хотя южная граница Валдайского оледенения проходила значительно (на 150 км) южнее Вепсовской возвышенности, где-то у нынешнего Рыбинского водохранилища, следует учесть, что продвижение ледника было не фронтальным, а лопастным. Какая-то часть водораздельных пространств могла остаться не покрытой ледником.

Согласно представлениям Н. А. Миняева (1966), этап деградации ледникового покрова (около 16.5—16 тыс. лет назад) означал оформление лесотундрового ландшафта с господством в растительном покрове гипоарктических и сибирских элементов флоры. Растительный покров включал в себя отдельные фрагменты еловых лесов. Это была первая волна проникновения сюда *Picea obovata*, означавшего начало становления современной растительности. После краткого межстадиального периода (около 0.5 тыс. лет), характеризовавшегося распространением некоторых южных видов, в Невскую стадию (около 12—11.5 тыс. лет назад) прошла вторая волна проникновения *P. obovata*, достигшая побережья Финского залива. На низменностях тогда происходило расселение атлантических элементов флоры, со стороны Белого моря проникли арктические элементы и, видимо, началось проникновение в район Вепсовской возвышенности *Picea abies*. Максимальное наступление *P. abies* имело место около 10 тыс. лет назад, когда и состоялось основное «наложение» друг на друга популяций двух видов ели.

В течение атлантического и суббореального периодов (8—7 тыс. лет назад) произошли миграция и становление на Вепсовской возвышенности представителей неморального комплекса растительности. Широколиственные леса проникли далеко севернее р. Оять. И, наконец, только в субатлантический период (поздний голоцен, или так называемый «малый ледниковый» период) вполне оформился современный лесной ландшафт: резко сократились, а затем вовсе исчезли широколиственно-еловые леса.

В районе расположения заповедника «Вепсский лес», на территории которого выполнялось настоящее исследование, сохранился первичный лесо-болотно-озерный ландшафтный комплекс. Он кратко описан в специальной публикации (Дыренков, Федорчук, 1975), в которой сообщаются также данные об истории хозяйственного освоения ельников Вепсовской возвышенности (см. также Дыренков и др., 1969).

Объектами исследований были две ценопопуляции ели, принадлежащие фитоценозам ельника чернично-сфагнового и ельника щитовниково-кисличного.

Ельнично-чернично-сфагновый (*Piceetum myrtillososphagnosum*) произрастает на слабодренированном двучленном наносе ровных местоположений с торфянисто-перегнойной слабоподзолистой песчаной (до глубины 50—70 см, ниже — моренный суглинок) почвой, частично — на торфяных почвах; с мощностью переходного торфа до 70 см. Он представляет собой растительное сообщество наиболее «закрытого» характера с крайне бедным видовым составом.

Древесный ярус — чисто еловый, с примесью березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. до 5% по древесному запасу. Средняя высота яруса — 17 м, горизонтальная сомкнутость — 60%, класс бонитета — V, древесный запас — 180 м³/га. В составе таких древостоев ель достигает максимально диаметра 40 см и высоты 24 м (при возрасте 240—260 лет). Подрост ели³ имеется в количестве около 2.6 тыс. экземпляров на 1 га. Разме-

³ К «подросту» отнесены экземпляры высотой от 5 см и более, имеющие диаметр на высоте груди (1.3 м) до 6 см.

щение: преимущественно мелкими группами и одиночное. Ценопопуляция ели полная, непрерывная по возрасту (при разряде возраста в 40 лет) до предельного на Вепсовской возвышенности возраста ели 380—400 лет. По древесному запасу господствует поколение со средним возрастом около 160 лет.

Ярус подлеска не выражен: изредка встречаются экземпляры *Sorbus aucuparia* L. высотой до 1,5 м и *Salix cinerea* L.

Травяно-кустарничковый ярус включает всего 7 видов: *Vaccinium myrtillus* L. (доминант с проективным покрытием 35—40% и встречаемостью 100%), *Rhodococcum vitis-idaea* (Rupr.) Avror., *Carex globularis* L. (два содоминирующих вида), *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Trin., *Rubus chamaemorus* L., *Listera cordata* (L.) R. Br. Среднее общее проективное покрытие яруса — 45%.

Моховой ярус мощный, сомкнутый, со средним проективным покрытием 93%. В его составе 12 видов, в том числе абсолютный доминант *Sphagnum girgensohnii* Russ. и следующие высококонстантные (встречаемость более 30%) виды: *Polytrichum commune* Hedw., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitten., *Dicranum polysetum* Michx., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Sphagnum magellanicum* Brid.

Характерно довольно мощное развитие на стволах и ветвях елей эпифитных лишайников: *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Usnea dasypoda* (Ach.) Röhl. emend. Mot., *Bryopogon implexus* (Hoffm.) Elenk. и др.

О горизонтальном расчленении почвенного и растительного покровов можно судить по соотношению площади основных биогеоценотических парцелл: елово-чернично(осочково)-сфагновая образует фон 80—85%, а елово-кустарничково-зеленомошная, приуроченная к микроповышениям, как дополнение (около 20—15%).

Ельнично-щитовниково-кисличный (Piceetum dryopterido-oxalidosum) расположен на хорошо дренированных моренных суглинках верхней части невысоких моренных гряд с модергумусными сильноподзолистыми легкосуглинистыми (в верхней части профиля) почвами. Фитоценозы этого типа содержат наибольшее число (до 45—50) автотрофных растительных видов по сравнению с другими ельниками лесного массива «Вепсский лес».

Древесный ярус — чисто еловый, с единичной примесью березы бородавчатой *Betula pendula* Roth. Средняя высота яруса — 28 м, горизонтальная сомкнутость — 65%, класс бонитета — II, древесный запас — 390 м³/га. По диаметру ель достигает 56 см, по высоте — 35 м (при возрасте 180 лет). Подрост ели очень густой, преимущественно групповой. Его общая численность — 4,3 тыс. экз./га.

Ценопопуляция ели полная, по сорокалетним разрядам возраста она непрерывна до возраста 340 лет. Господствующее положение занимает поколение, имеющее средний возраст около 220 лет.

Ярус подлеска не сомкнут. Он имеет высоту около 2 м и представлен отдельными экземплярами *Sorbus aucuparia* и *Salix caprea*.

Травяно-кустарничковый ярус имеет среднее общее покрытие 46%, и может быть расчленен по высоте доминирующих видов на два подъяруса. В первом подъярусе доминирует *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray и *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, которые совместно дают 15% проективного покрытия на более чем 30% площади. Во втором подъярусе, состоящем главным образом из таежного мелкотравья, доминирует *Oxalis acetosella* L. (встречаемость 100%, проективное покрытие в среднем 6%). Из наиболее константных видов, кроме названных, следует указать *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Equisetum sylvaticum* L., *Maianthemum bifolium* (L.) T. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L., *Linnaea borealis* L., *Vaccinium myrtillus*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Lycopodium annotinum* L.

Моховой ярус хорошо развит, но сложен неравномерно: проективное покрытие колеблется от 20 до 100% (в среднем — 73%). В составе яруса 16 видов, в том числе доминирующий *Pleurozium schreberi* (проективное покрытие 28%), содоминанты *Hylocomium splendens* и *Dicranum polysetum*

(по 16% каждый), *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Brachythecium* ssp., *Mnium* ssp., имеющие встречаемость более 30%.

Эпифитные синузии лишайников менее развиты, чем в ельнике чернично-сфагновом, но наиболее представленные виды те же.

Горизонтальное расчленение почвенного и растительного покровов отражается соотношением площади фоновой (75% общей площади) биогеоценологической парцеллы с синузией *Dryopteris dilatata* (+*Vaccinium myrtillus*) — *Oxalis acetosella* — *Pleurozium schreberi* (+*Mnium* ssp.) на модергумусных почвах и связанной в основном с органогенными микроповышениями (до 25%) парцеллой с *Vaccinium myrtillus* + *Rhodococcum vitis-idaea* — *Linnaea borealis* — *Pleurozium schreberi* на грубогумусных почвах.

В обеих ценопопуляциях статистические выборки делались путем случайного отбора плодоносящих деревьев по всей площади проб. Деревья, попавшие в выборку, образовали частичную совокупность с диапазоном по диаметру от 9 до 41 см, по возрасту — от 88 до 380 лет. С каждого дерева в анализ попадала одна средняя по размерам (из числа собранных) шишка. По совокупности признаков, в том числе морфологических признаков шишек (рис. 1), дерево причислялось к одной из трех групп: с доминированием признаков ели европейской — «группа *P. abies*»; 2) с доминированием признаков ели сибирской — «группа *P. obovata*»; 3) с признаками промежуточных форм — «группа *P. fennica*». У каждой шишки установлены следующие признаки, характеризующие размеры и соотношения размеров (рис. 2): l (см) — длина шишки в сыром (закрытом) состоянии; l_1 (см) — длина шишки в сухом (открытом) состоянии; d (см) — толщина (=наибольший диаметр) шишки в сыром состоянии; d_1 (см) — толщина (=наибольший внешний диаметр) шишки в сухом состоянии; отношение d/l и отношение d_1/l_1 ; m (см) — ширина семенных чешуй; H (см) — высота семенных чешуй; h (см) — высота верхней части семенной чешуи; отношения m/H ; h/m и h/H .

С использованием стандартной программы вариационного анализа на ЭВМ «Минск-22» были рассчитаны основные статистики рядов распределения по каждому из названных 12 признаков. По величине критерия Пирсона χ установлен тип кривой распределения, вычислены и нанесены на гистограммы распределений выравнивающие частоты приемлемых для аппроксимации нормальных кривых распределения. И, наконец, с применением критерия t -Стьюдента проверена статистическая достоверность различий всех признаков по их средним значениям для совокупностей из популяции ельника чернично-сфагнового и ельника щитовниково-кисличного.

Результаты исследований

Рассматривая фотографии шишек (рис. 1), легко убедиться, что в обеих ценопопуляциях имеется широкая гамма биотипов ели. Крайние из них по морфологическим признакам вполне соответствуют установленным для *P. abies* и для *P. obovata* (см. также данные в последних двух строках табл. 2). Амплитуда изменчивости признаков, наблюдаемая на одной пробной площади размером до 1 га, т. е. содержащей лишь небольшую «высечку» из ценопопуляции, оказывается столь же велика, как и амплитуда, установленная, например, Г. П. Морозовым (1976) на пространственном градиенте в 1.5 тыс. км.

До проведения вариационного анализа был сделан общий обзор выборки из двух ценопопуляций, давший согласующиеся результаты. Оказалось, что если выделить в ценопопуляциях группу деревьев с наиболее высоким текущим приростом (выше среднего значения в ценопопуляции), то в ней будут преобладать особи «группы *P. abies*», а если выделить группы деревьев-долгожителей (условно — деревьев старше 240 лет), то в ней более представленными окажутся особи из «группы *P. obovata*».

Эта тенденция подтверждается явным тяготением биотипов ели «группы *P. abies*» к продуктивным местообитаниям ельника щитовниково-кисличного, где более реальна перспектива выживания быстрорастущих форм

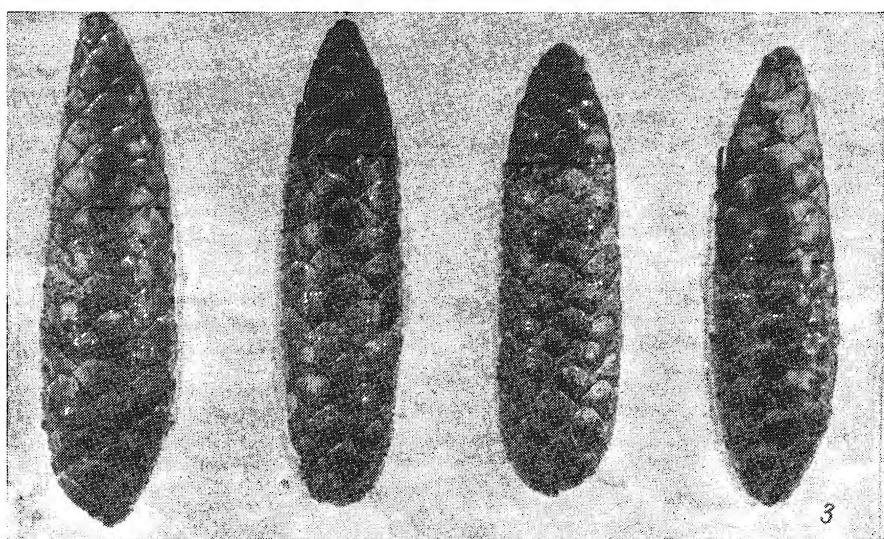
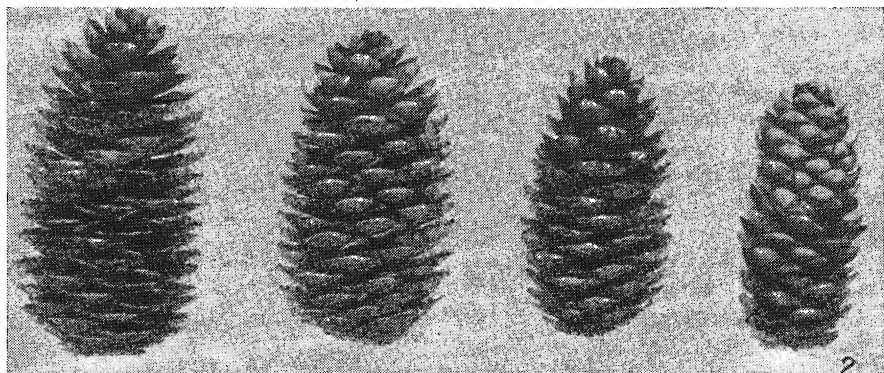
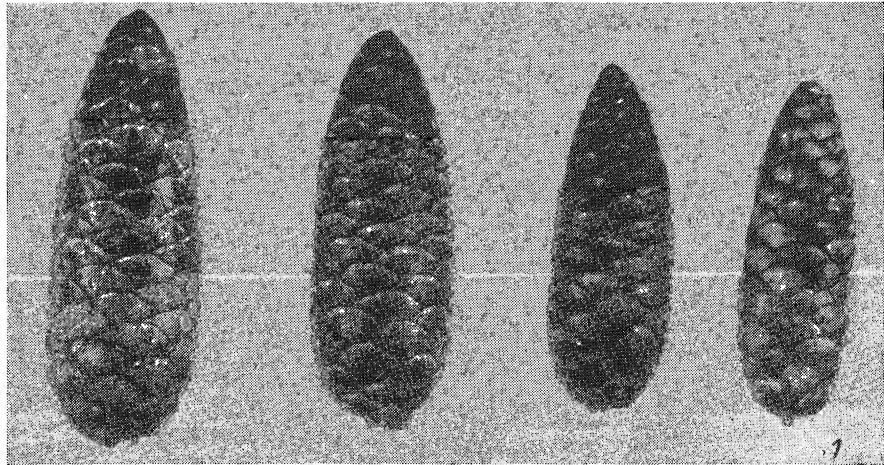


Рис. 1. Общий вид шишек у растений из ценопопуляции ельника чернично-сфагнового (1—6) и щитовниково-кисличного (7—12).
1, 2, 7, 8 — «группа *Picea obovata*»; 3, 4, 9, 10 — «группа *P. fennica*»; 5, 6, 11, 12 — «группа *P. abies*».

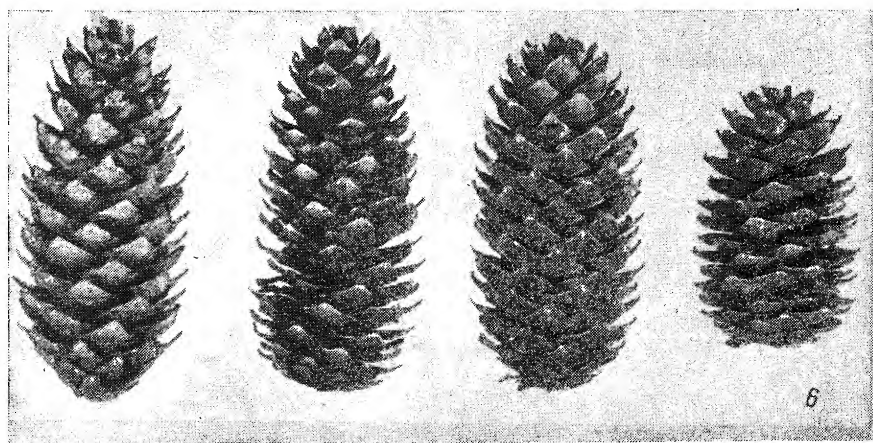
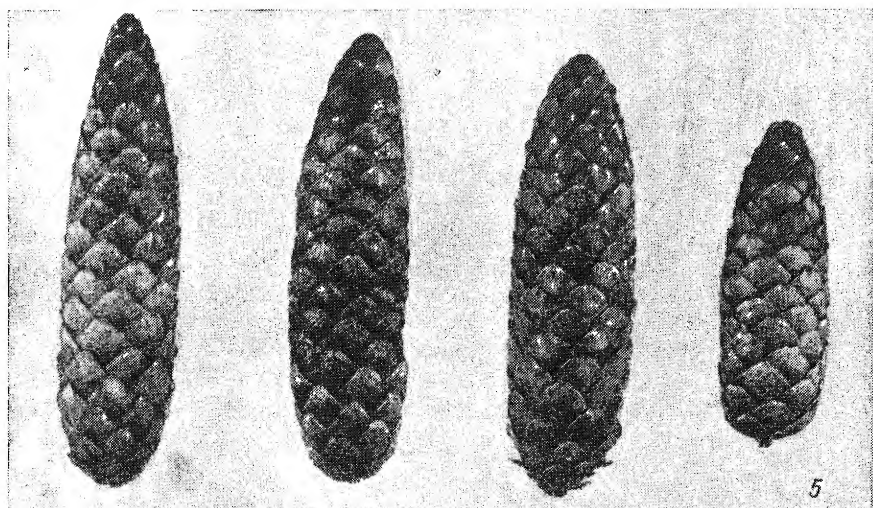
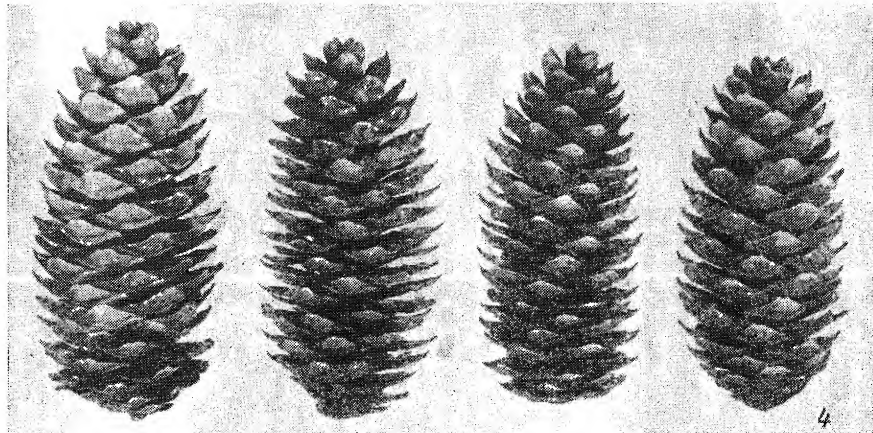


Рис. 1 (продолжение).

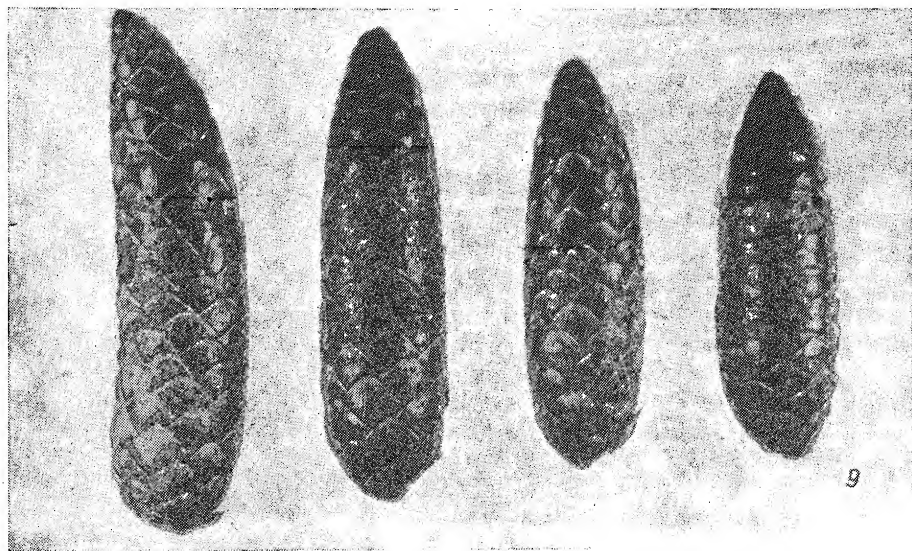
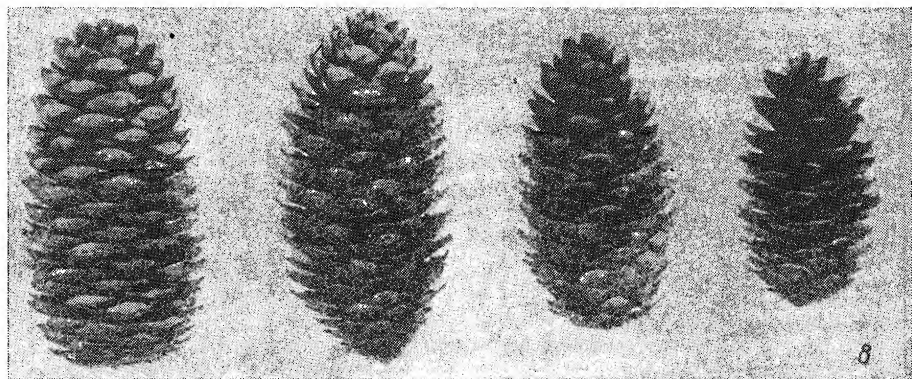
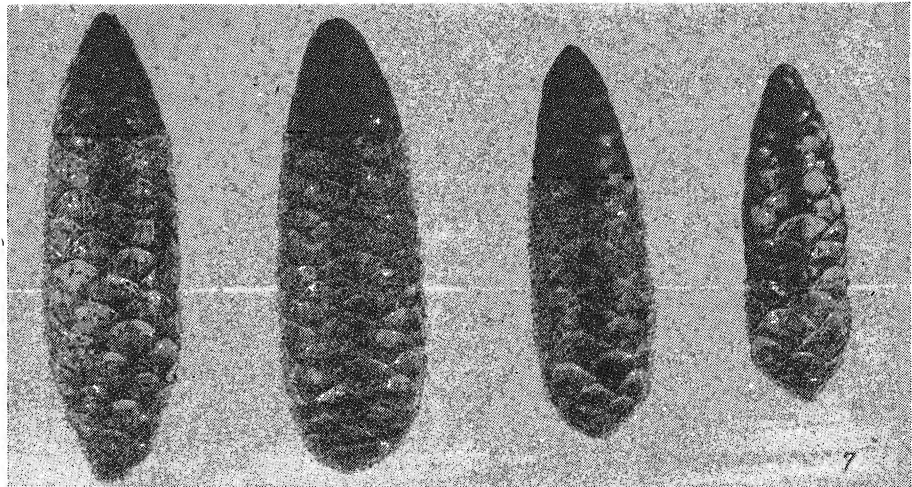


Рис. 1 (продолжение).

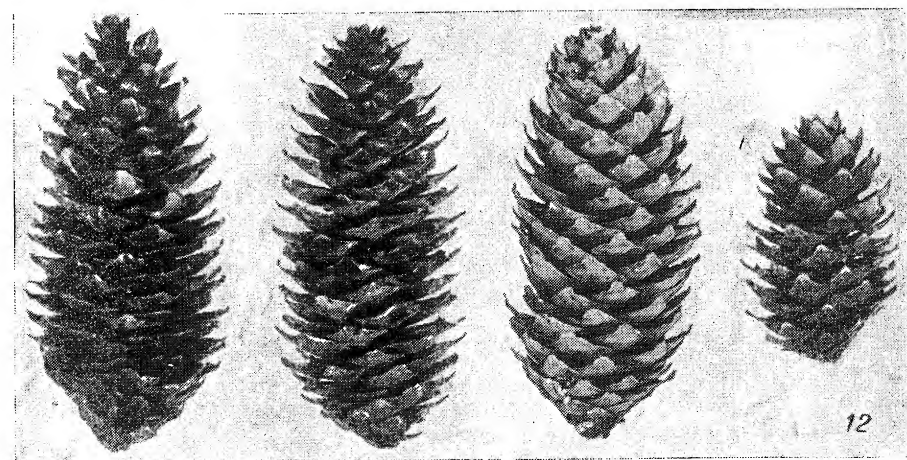
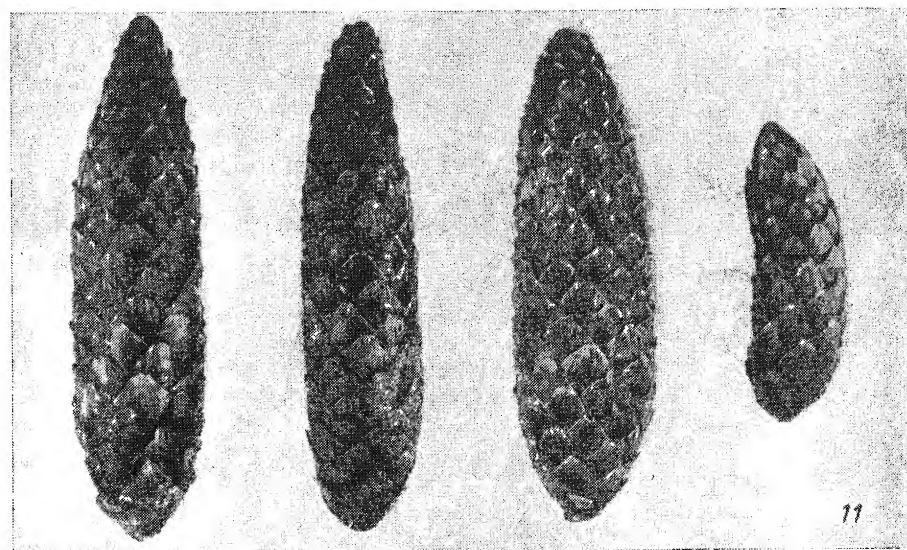
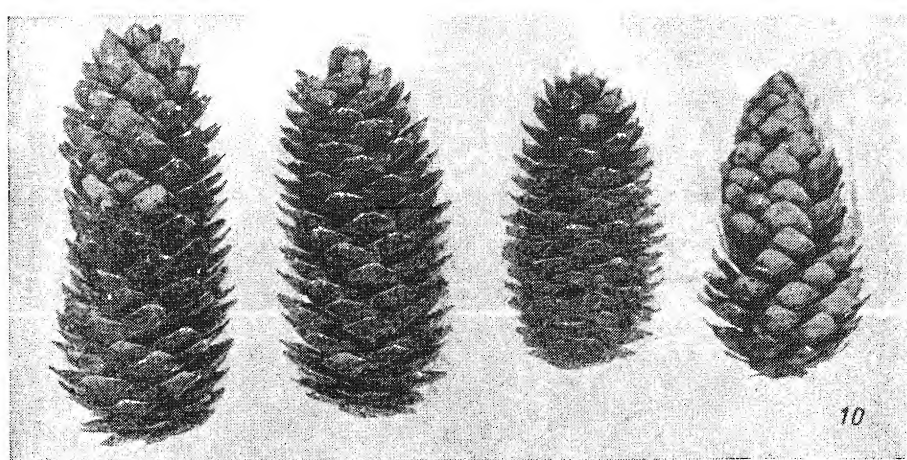


Рис. 1 (продолжение).

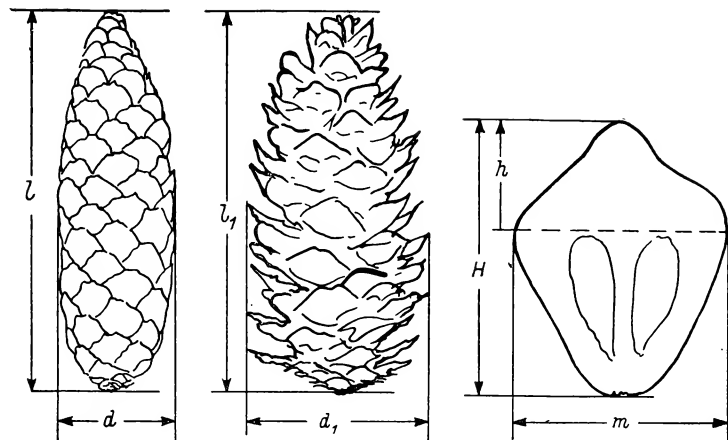


Рис. 2. Размеры шишек (слева) и семенных чешуй (справа), зафиксированные в качестве «признаков», с обозначениями, употребляемыми в тексте и таблицах.

при импульсивном «волновом» возобновительном процессе, ведущем к образованию в коренных биогеоценозах специфичных относительно разновозрастных древостоев.⁴ Биотипы или «группы *P. obovata*», напротив, тяготеют к наименее продуктивным местообитаниям ельника чернично-сфагнового, где перспектива выживания и процветания ценопопуляции связана со способностью к длительному замедленному росту, имеющему следствием большее долголетие отдельных поколений (и особей) или в составе абсолютно разновозрастных древостоев. Соотношение численности особей трех групп («группа *P. abies*», «группа *P. obovata*», «группа *P. fen-nica*») в двух ценопопуляциях выражается пропорциями (в %):

в ельнике чернично-сфагновом — 28 : 25 : 47;

в ельнике щитовниково-кисличном — 41 : 16 : 43.

Данные вариационного анализа, представленные в табл. 2 и частично на рис. 3, позволяют констатировать следующее.

По всем 12 признакам ряды распределения для обеих ценопопуляций оказались непрерывными мономодальными; к ним применимы оценки нормальных распределений. Но более точно, чем нормальные, аппроксимируют эмпирические ряды распределения кривые Пирсона. Для большинства признаков вычисленный критерий выбора типа распределения по Пирсону заключен между +1 и $+\infty$ ($1 < x < \infty$, см. табл. 2), т. е. наиболее подходящим является тип кривой VI.⁵ Реже представлен тип IV ($0 < x < 1$).

Наиболее вариабельными оказались признаки, характеризующие размеры шишек (коэффициент вариации $V=15\div 40\%$), наименее вариабельными — признаки, характеризующие соотношения размеров семенных чешуй ($V=1\div 5\%$). Согласно существующим представлениям об уровнях изменчивости морфологических признаков древесных растений (Маммаев, 1974), первые относятся к признакам со средним и высоким уровнем изменчивости, вторые — с очень низким. Несомненно, что вторая группа признаков имеет большее (если не исключительное) диагностическое значение, что подтверждает правоту ботаников-систематиков, предпочитающих эти признаки. Однако если применять обычную для вариационного анализа аппроксимацию эмпирических распределений нормальными, то различия в величине средних значений всех без исключения признаков в двух наших выборках при применении критерия t -Стьюдента недостаточны на любом уровне значимости.⁵

⁴ Классификацию по возрастной структуре и описание основных вариантов возобновительной динамики древостоев коренных биогеоценозов см. в прежних публикациях (Дыренков, 1966, 1976).

⁵ Общий вид формулы кривой: $f_{VI(x)} = f_{VI,0}(x-1)^{q_1} x^{q_2}$, причем в рассмотренных случаях $q_1 > 0$ (по А. К. Митропольскому, 1961, с. 217).

ТАБЛИЦА 2

Статистическая оценка изменчивости некоторых размеров и соотношений размеров шишек и шишечных чешуй в двух гибридных ценопопуляциях ели

Статистическая оценка	Признаки: размеры и соотношения размеров											
	l , см	l_1 , см	d , см	d_1 , см	d/l	d_1/l_1	m , см	H , см	h , см	m/H	h/m	h/H

Ценопопуляция в *Piceetum myrtilloso-sphagnosum*

Среднее значение $\bar{X}$	8.35	8.02	2.37	3.84	0.30	0.49	1.47	1.75	0.60	0.84	0.40	0.33
Дисперсия $\bar{\sigma}$	2.61	2.35	0.08	0.49	0.002	0.01	0.02	0.06	0.03	0.006	0.01	0.01
Асимметрия S	0.06	-0.03	-0.08	0.83	0.73	0.29	-0.34	0.62	0.21	0.15	0.09	0.33
Экспесс E	-0.83	-0.98	-0.70	0.67	-0.53	-0.45	0.43	-0.02	-0.43	-0.35	-0.60	-0.47
Амплитуда	6.10	5.80	1.10	3.20	0.16	0.26	0.70	1.00	0.60	0.33	0.45	0.31
Критерий Пирсона χ	9.58	2.51	1.35	1.63	6.39	0.72	1.78	1.60	12.49	1.40	1.87	1.92

Ценопопуляция в *Piceetum dryopteridoso-oxalidosum*

Среднее значение $\bar{X}$	8.09	7.83	2.33	3.84	0.29	0.48	1.41	1.66	0.62	0.85	0.44	0.37
Дисперсия $\bar{\sigma}$	2.76	2.67	0.10	0.19	0.001	0.002	0.04	0.05	0.03	0.009	0.01	0.01
Асимметрия S	0.08	0.15	-0.04	-0.20	0.34	0.83	0.65	0.05	0.41	-0.28	0.51	0.35
Экспесс E	-1.21	-1.13	-0.82	-0.57	-0.13	1.89	-0.82	-1.29	-1.02	-0.92	-0.82	-1.22
Амплитуда	5.70	5.80	1.20	1.60	0.14	0.23	0.60	0.70	0.60	0.33	0.40	0.28
Критерий Пирсона χ	6.20	3.54	2.61	0.08	3.34	0.20	30.32	24.20	3.79	9.32	9.48	6.39

По 8 деревьям крайних форм в двух популяциях

Размах (амплитуда) для форм, близких <i>Picea obovata</i>	5.7—7.9	5.6—7.8	1.9—2.7	2.7—4.2	0.29—0.38	0.46—0.60	1.2—1.6	1.3—1.7	0.3—0.5	0.86—1.00	0.19—0.33	0.19—0.31
Размах (амплитуда) для форм, близких <i>Picea abies</i>	5.8—10.5	5.6—9.4	1.8—2.6	3.5—4.4	0.25—0.36	0.43—0.62	1.2—1.7	1.6—1.9	0.6—0.9	0.71—0.89	0.43—0.60	0.31—0.50

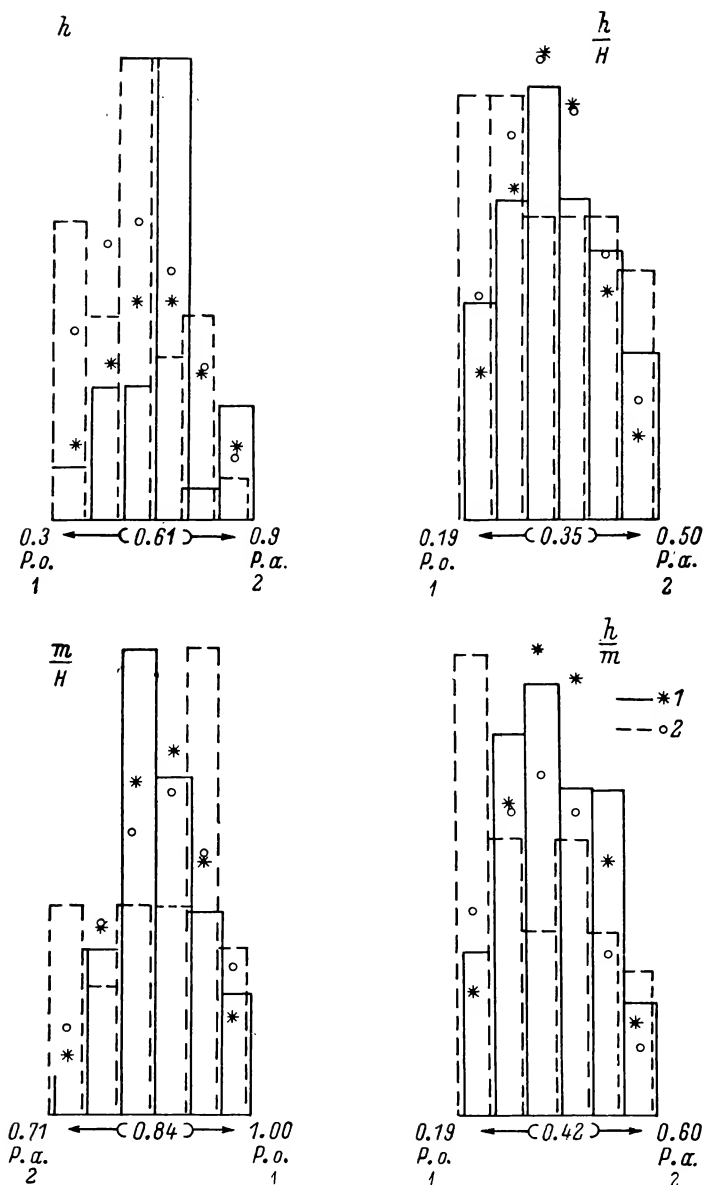


Рис. 3. Гистограммы и выравнивающие частоты кривых распределения для четырех признаков (h , h/H , m/H , h/m) в ценопопуляциях ельника чернично-сфагнового *Piceetum myrtilloso-sphagnosum* (1) и ельника щитовниково-кисличного *Piceetum dryopteriodoso-oxalidosum* (2).

P. a. — *Picea abies*, *P. o.* — *Picea obovata*.

Наиболее интересным оказался результат сравнения с учетом третьего момента распределений — косости, или асимметрии рядов S .

По величине показателя асимметрии (табл. 2) и особенно наглядно по наложенным друг на друга гистограммам распределения малоизменяемых («диагностических») признаков (рис. 3) отчетливо выявилась ранее названная тенденция: в ценопопуляции ельника чернично-сфагнового некоторое преимущество получают особи с признаками «группы *P. obovata*», а в ценопопуляции ельника щитовниково-кисличного — особи с признаками «группы *P. abies*».

Под каждой из гистограмм на рис. 3 написаны неразличающиеся в двух ценопопуляциях средние значения признаков и от них в обе стороны показано стрелками тяготение центра тяжести гистограммы к крайним вели-

чинам признака, типичным для групп *P. abies* и *P. obovata*. Например, для величины h : (*P. obovata*) $0.3 \leftarrow 0.61 \rightarrow 0.9$ (*P. abies*); для величины h/m : (*P. obovata*) $0.19 \leftarrow 0.42 \rightarrow 0.60$ (*P. abies*).

Обсуждение

Статистический анализ изменчивости морфологических признаков шишек ели в двух симпатрических гибридных ценопопуляциях, принадлежащих резко различающимся экотопам, не выявил ни внутренней неоднородности (в статистическом смысле) этих ценопопуляций, ни достоверных (статистически) различий этих ценопопуляций по средним значениям величин признаков. Анализ подтвердил лишь тенденции, которые прослеживались по предварительным данным, основанным на суммарной глазомерной оценке большего, чем взято в статистический анализ, числа признаков: о большей насыщенности ценопопуляции ельника чернично-сфагнового биотипами с признаками *P. obovata*, а ценопопуляций ельника цитовниково-кисличного — биотипами с признаками *P. abies*.

Можно предположить, что две сравниваемые ценопопуляции имеют достаточно сходный генетический фонд, характерный для новообразующегося вида *Picea × fennica* в данном географическом районе. Соглашаясь с мнением Е. Г. Боброва о том, что в целом в последнее тысячелетие давление естественного отбора действует в пользу признаков прародительского вида *Picea abies*, следует отметить, что различия экотопов несколько специализируют условия естественного отбора (см. Бакшаева, 1966). На Вепсовской возвышенности наиболее древние экотипы, носящие признаки *Picea obovata*, пришедшей на эту территорию первой, лучше всего сохранились в составе абсолютно разновозрастных древостоев коренных еловых фитоценозов относительно «бедных» экотопов с гидроморфными или полугидроморфными почвами. Соответствующие биогеоценозы на Вепсовской возвышенности являются самыми западными форпостами урало-сибирского комплекса ботанических и зоологических видов; они нуждаются в абсолютно заповедном режиме охраны.

Антропогенное вмешательство в естественную динамику растительности, связанное со сменой прежнего выборочного хозяйства в ельниках системой сплошнолесосечного хозяйства, действует, по-видимому, очень энергично в пользу утраты ценопопуляциями признаков «группы *P. obovata*» во всех типах сериальных биогеоценозов.

Недостаточность данных статистического анализа и геоботанических наблюдений для окончательного решения обсуждаемых нами проблем очевидна. Более всего этому может послужить проверка потомства биотипов, имеющих самые крайние признаки, типичные для прародительских видов ели. До выполнения этой долговременной и трудоемкой работы имеет смысл путем наблюдения фенологии цветения и эмбриологических исследований выяснить вопрос, есть ли в составе этих ценопопуляций изолированно живущие семьи?

Выводы

1. При геоботанических и лесоводственных исследованиях симпатрические ценопопуляции ели на Вепсовской возвышенности можно рассматривать как одновидовые, принадлежащие гибридному виду *Picea × fennica* (Regel) Kom.

2. Условия естественного отбора в гибридных ценопопуляциях специализированы свойствами экотопов в такой степени, что некоторые тенденции можно установить, применяя статистический анализ распределения малоизменчивых морфологических признаков, дающих нам информацию об особенностях генотипа каждого из прародительских видов.

Бакшаева В. И. (1966). Изменчивость и формовое разнообразие ели в Карелии. Автореф. канд. дисс. Петрозаводск. — Бейсон Ж. (1976). Генетика. — Бобров Е. Г. (1944). Об особенностях флоры эрзатической области. Сов. бот., 2. — Бобров Е. Г. (1974). Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структуры популяций хвойных пород. Свердловск. — Вилли К., В. Детье. (1975). Биология. — Данилов Д. Н. (1943). Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* Link. Бот. ж., 28, 5. — Дыренков С. А. (1966). Структура еловых древостоев в юго-западной тайги Вычегодско-Мезенской равнины. Бот. ж., 51, 8. — Дыренков С. А. (1969). О закономерностях дифференциации древостоев по толщине и математических моделях древостоя элемента леса. В кн.: ЭВМ и математические методы в лесном хозяйстве. Л. — Дыренков С. А. (1976). Структура и динамика ельников средней и южной тайги на европейском Севере. Автореф. докт. дисс. Л. — Дыренков С. А., О. Р. Адашевская, В. Н. Федорчук. (1969). Ельники Вепсовской возвышенности (структура и возобновление). В кн.: Сб. научно-иссл. работ по лесному хозяйству, вып. 12, Л. — Дыренков С. А., В. Н. Федорчук. (1975). Лесная растительность заповедного участка «Вепский лес» (восток Ленинградской области). Бот. ж., 60, 3. — Карпенко А. С. (1968). Формы ели в Удмуртии. Бот. ж., 53, 2. — Мамаев С. А. (1974). О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений. В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структуры популяции хвойных пород. Свердловск. — Миняев Н. А. (1966). История развития флоры Северо-Запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена. Докл. о работах, представл. к защите на соиск. учен. степени докт. биол. наук. — Митропольский А. К. (1961). Техника статистических вычислений. — Морозов Г. П. (1976). Фенотипическая структура популяций ели обыкновенной и сибирской. Лесоведение, 5. — Попов П. П. (1974). О внутривидовой изменчивости ели в условиях Предуралья. В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структуры популяций хвойных пород. Свердловск. — Правдин Л. Ф. (1975). Ель европейская и ель сибирская в СССР. — Третьяков Н. В. (1927). Закон единства в строении древостоев. — Третьяков Н. В. (1956). Лесная таксация (конспект лекций). Изд. ЛТА, Л. — Anderson E. (1949). Introgressive hybridization. — Anderson E. (1953). Introgressive hybridization. Biol. rev., 28, 3. — Schmidt-Vogt H. (1976). Umweltansprüche, morphologische Variation und ökologisch-geographische Rassenbildung der Fichte. Forstarchiv, 47, 6.

Ленинградский
научно-исследовательский институт
лесного хозяйства.

Получено 30 V 1977.

УДК 581.436 : 576.1

Н. В. Воронкина

РАННИЕ СТАДИИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ БОКОВОГО КОРНЯ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГИСТОГЕНЕЗА КОРНЯ

N. V. VORONKINA. EARLY ONTOGENETIC STAGES OF LATERAL ROOT
DEVELOPMENT AND THEIR SIGNIFICANCE FOR UNDERSTANDING
OF THE EVOLUTION OF ROOT HYSTOGENESIS

Исследованы ранние стадии развития корней у *Victoria cruziana*, других *Nymphaeaceae*, *Nelumbo nucifera* (*Nelumbonales*), а также получены данные о структуре взрослого корня у *Anaxagorea brevipes* (*Annonaceae*) и *Calycanthus occidentalis* (*Calycantaceae*). На основе оригинальных материалов обсуждается принцип образования бокового корня двудольных растений Гуттенберга и выявляется соотношение открытого и закрытого типов строения и появление дерматогена на границе между перилемой и чехликом в эволюции корня.

При выяснении эволюции гистогенеза в апексах корней покрытосеменных растений неизбежно возникают две проблемы: эволюционное соотношение открытого и закрытого типов строения корня и появление дерматогена — слоя, который образует ризодерму, защищающую растущий кончик корня за пределами чехлика и выполняющую важнейшую функцию поглощения растворов из почвы. Открытое и закрытое строение

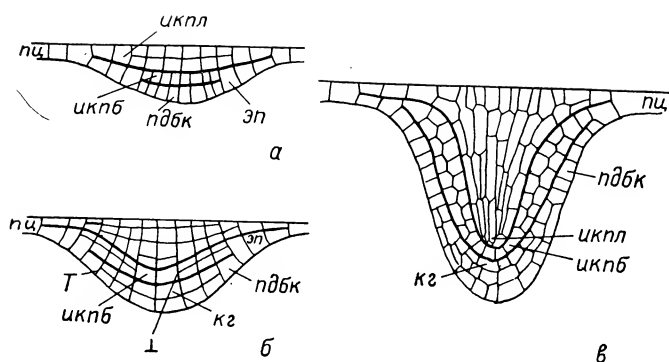
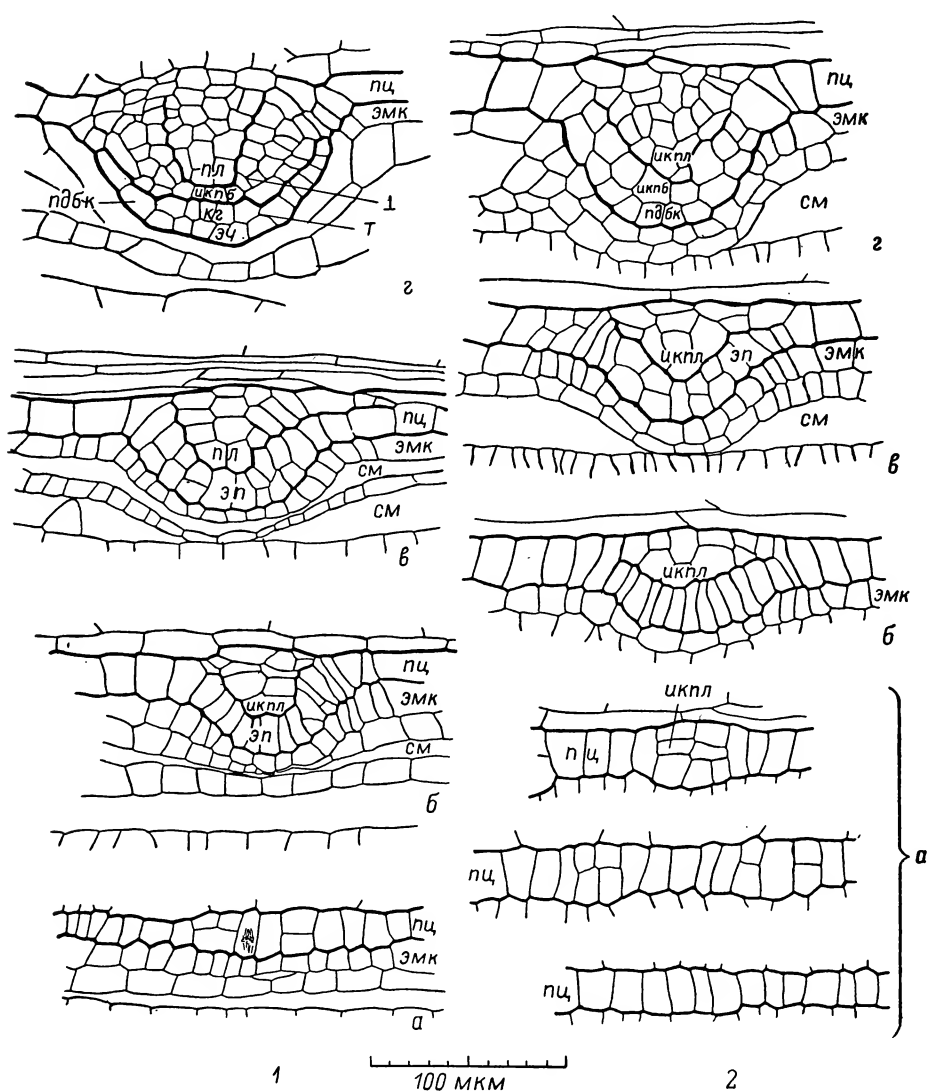


Рис. 1. Схема образования бокового корня резеды по Гуттенбергу (Guttenberg, 1960).

Здесь и в таблице, 1 и 2: к2 — калиптроген, икпб — инициальные клетки периблемы, пдбк — первичный дерматоген зачатка бокового корня, икпл — инициальные клетки плеромы, пц — перicycle, Т — Т-деления по типу колпачка, ⊥ — Т-деления по типу чехлика, эн — эпистель.



Т а б л и ц а

корня — настолько существенная черта, что Гуттенберг (Guttenberg, 1960), руководствуясь этим признаком, счел возможным разделить все структурное многообразие апикальных меристем корней покрытосеменных на четыре основных типа — открытый и закрытый у однодольных и двудольных. Большое значение выяснения вопроса о соотношении этих типов для понимания эволюции обуславливается тем, что закрытые структуры свойственны апексам взрослых корней растений, принадлежащих к наиболее продвинутым порядкам цветковых: *Poales*, *Cyperales*, *Juncales* из однодольных и *Capparales*, *Lamiales* — из двудольных. Однако закрытые структуры появляются на ранних стадиях развития и в более

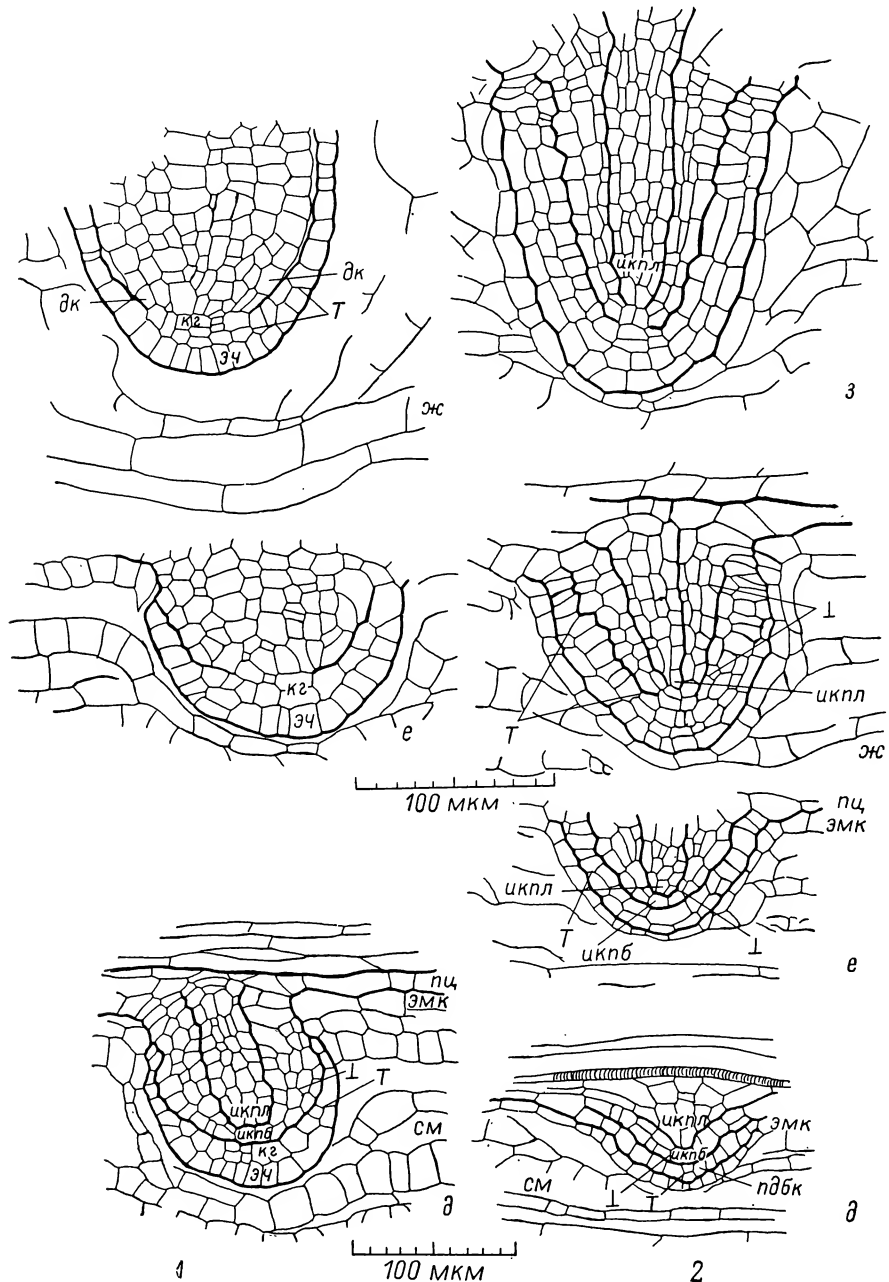


Таблица (продолжение).

примитивных порядках с открытым типом строения взрослого корня (*Magnoliales*, *Nelumbonales*, *Nymphaeales* и др.), что не согласуется с биогенетическим законом. Можно предположить, что это расхождение с биогенетическим законом в свое время явилось одной из основных причин охлаждения интереса к изучению апикальных меристем корней, несмотря на то что крупнейшие анатомы прошлого века — Негели (Nägeli, Leitgeb, 1868), Ганштейн (Hanstein, 1870), Янчевский (Janczewsky, 1874), Флао (Flahault, 1878), Эрикссон (Eriksson, 1878), Ван Тигем (Tieghem van, Douliot, 1888) и другие — провели исследования в этой области. С изменением соотношения открытого и закрытого типов тесно связано появление дерматогена. В этом случае необходимо выяснить, какие изменения в гистогенезе должны были произойти, чтобы возникла эта структура, характерная только для покрытосеменных.

Чтобы приблизиться к решению этих проблем, мы обратились к рассмотрению самых ранних стадий онтогенеза корня и прежде всего к схеме развития корня, предложенной Гуттенбергом (Guttenberg, 1960) на примере развития бокового корня резеды. В ее основу положена работа Ван Тигема и Дульо, выполненная на материале исследования представителей 150 семейств, и данные самого Гуттенберга и его учеников (Pankov, Guttenberg, 1957).

В этой схеме (рис. 1, а) показано, что в результате первого периклиналичного деления ризогенных клеток перицикла происходит обособление слоя будущей плеромы и «эпистели» (термин Ван Тигема и Дульо, обозначающий общий слой для периблемы и чехлика и покрывающий плерому снаружи). Затем периклиналичные деления в этом внешнем слое зачатка (в эпистели) приводят к отделению инициального слоя периблемы от первичного дерматогена (рис. 1, а, б). Это очень важный момент в развитии корня, так как вновь образовавшиеся слои в дальнейшем будут существенно отличаться друг от друга: в первичном дерматогене зачатка наиболее энергичные деления происходят в верхушечной (центральной) области, что приводит к Т-делениям по типу колпачка (прямое Т), а в инициальном слое периблемы интенсивность периклиналичных делений распределяется по периферии зачатка, определяя прямо противоположный характер делений — Т-деления по типу «тела» (обращенное Т); в этом случае центральные клетки периклиналично не делятся (рис. 1, б, в).

Таким образом, сразу устанавливается хорошо прослеживаемое различие между периблемой и чехликом во взрослых корнях закрытого типа. Наши наблюдения за заложением боковых корней лотоса и нимфейных позволяют наглядно проследить этот процесс.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом для исследования послужили корни *Victoria cruziana* Orbigny, *Nymphaea coerulea* Savign., *Nelumbo nucifera* Gaertn., *Anazagorea brevipes* Benth. и *Calycanthus occidentalis* Hook. et Arn. В качестве фиксаторов использовалась смесь Навашина и FAA. Дальнейшая обработка проводилась по общепринятой методике. Препараты были окрашены гематоксилином по Гейденгайну; оболочки клеток подкрашивались альциановым синим по Бенешу (Beneš, 1968). Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата Аббе.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У *Victoria cruziana*, как и у других покрытосеменных, заложение боковых корней происходит в перицикле. Сначала некоторые клетки перицикла вытягиваются в радиальном направлении и делятся поперек (см. таблицу, 1, а). Затем клетки внешнего ряда делятся антиклиналично, образуя эпистель, а подстилающие их клетки — преимущественно периклиналично, формируя плерому (стелу — см. таблицу, 1, б). Следующий этап в развитии бокового корня характеризуется периклиналичными делениями в самом внешнем слое зачатка — в эпистели (см. таблицу, 1, в), что является началом формирования корневого чехлика и периблемы. В результате возникает два слоя клеток — наружный и внутренний —

Рис. 2. Образование бокового корня у *Victoria cruziana* Orbigny.

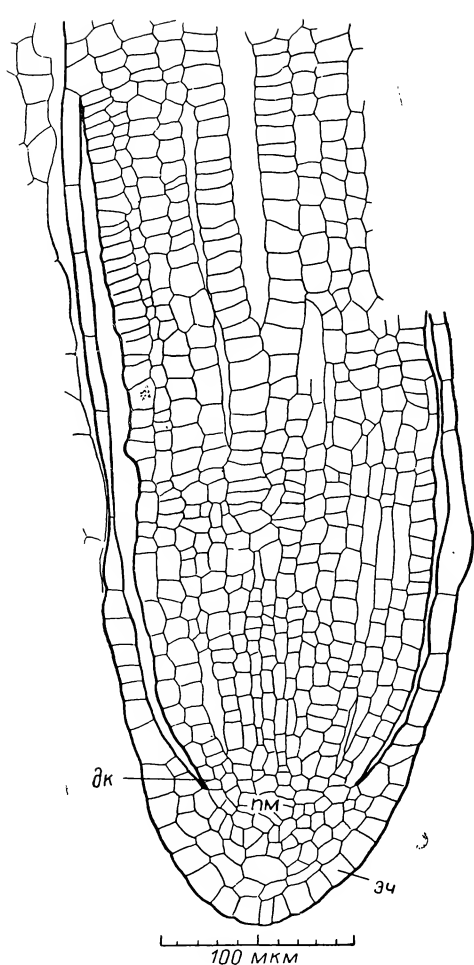
дк — дерматоген корня, пм — поперечная меристема, эч — эпидерма чехлика.

и соответственно им — два очага клеточных делений. Во внешнем слое (первичном дерматогене зачатка бокового корня) периклиналильные деления начинаются в верхушечной области и распространяются к периферии. Это Т-деления типа колпачка; так формируются слои клеток чехлика. Во внутреннем слое, наоборот, верхушечные клетки делятся только антиклинально, а периферические — периклиналильно — происходит Т-деление по типу тела. Так начинает формироваться периблема (см. таблицу, 1, г, д). Следовательно, на этом этапе формирования бокового корня у нимфейных складывается закрытая структура как следствие образования двух очагов клеточных делений в эпистели (один центральный — в наружном слое и другой периферический — во внутреннем слое).

Самый внешний слой чехлика, его эпидерма, обособляется сразу при первых периклиналильных делениях в первичном дерматогене и в дальнейшем делится только антиклинально, образуя защитный слой чехлика (см. таблицу, 1, д — ж; рис. 2). Периферические клетки первичного дерматогена делятся только антиклинально, являясь продолжением эпидермы чехлика. Клетки внутреннего слоя чехлика продолжают делиться и формируют меристему чехлика — калиптроген. Следует напомнить, что у *V. cruziana* периферические клетки чехлика не сливаются. В периблеме происходят дальнейшие деления, в результате которых увеличивается корпус корня. Эндодерма материнского корня до некоторых пор остается однослойной и окружает зачаток бокового корня. Ее дальнейшие преобразования могут быть предметом особого исследования.

При изучении последующего развития боковых корней можно видеть, как происходит дальнейшее формирование корневого чехлика и начинается обособление его боковых частей (см. таблицу, 1, ж; рис. 2). Более поздние стадии развития боковых корней были исследованы у *Nymphaea coerulea*. Большое сходство в строении взрослых придаточных и боковых корней у всех изученных *Nymphaeaceae* позволяет заключить, что развитие тех и других идет одинаково: происходит обособление боковых частей чехлика от тела корня и пространство между ними заполняется слизью. На поверхности тела корня появляется дерматоген, дающий начало ризодерме — слою, выполняющему функции поглощения питательных растворов из почвы и защиты.

В зоне инициалей периблемы характер клеточных делений нарушается и закрытая структура сменяется открытой. Формируется поперечная меристема. Она возникает не сразу, а как бы постепенно «разворачивается» из инициалей периблемы в результате их периклиналильных делений и на-



100 мкм

чинает энергично увеличивать тело корня и менее энергично — корневой чехлик (рис. 2). Таким образом, внутренняя часть корневого чехлика происходит из поперечной меристемы, о чем свидетельствуют сквозные ряды, идущие от тела взрослого корня в чехлик, тогда как наружная формируется из калиптрогена, возникшего в результате деления клеток первичного дерматогена (Воронкина, 1974).¹ Здесь уже вполне отчетливо видна открытая структура с хорошо выраженной поперечной меристемой, свойственная взрослым корням растений из семейств *Nymphaeaceae*, *Cabombaceae*, *Euryaleaceae* (Воронкина, 1974; Pillai, Kavathekat, 1975).

Образование боковых корней у *Nelumbo nucifera*

У *N. nucifera*, как и у *V. cruziana*, боковые корни закладываются в перицикле. Некоторые клетки перицикла также сначала вытягиваются в радиальном направлении, а затем начинают делиться поперек. При этом клетка, расположенная в середине, несколько запаздывает с делением, как и у *Victoria cruziana* (ср. таблицу, 2, а и 1, а). Затем на границе с эндодермой обособляется внешний слой зачатка — эпистель. В нем преобладают антиклинальные деления (ср. таблицу, 2, б и 1, б). Следующая, третья, стадия, характеризующаяся началом периклинальных делений в самом внешнем слое зачатка (в эпистели — см. таблицу, 2, в); тоже очень похожа на таковую у *Victoria* (см. таблицу, 1, в). Так же запаздывают с делениями клетки, расположенные в центре. Эндодерма сохраняется в виде сплошного слоя. В результате периклинальных делений клеток эпистели у лотоса, как и у нимфейных, образуются два слоя клеток — наружный и внутренний (инициальный слой периблемы — см. таблицу, 2, г). Во внешнем слое клеток (первичном дерматогене) начинаются периклинальные деления в самой верхушечной области (см. таблицу, 2, д). В подстилающем слое (инициальном слое периблемы) периклинально делятся фланговые клетки, а на верхушке сохраняется один слой клеток (см. таблицу, 2, д); в таблице, 2, е показано дальнейшее распространение Т-делений типа колпачка во внешнем слое зачатка и Т-делений типа тела в подстилающем слое, из которого формируется периблема.

Таким образом, на примере нимфейных и лотоса удалось проследить пути формирования двух очагов клеточных делений по типу тела-колпачка (Körner—Карре, по Schüepf, 1917) при образовании бокового корня. Полученные материалы подтверждают схему Гуттенберга (Guttenberg, 1960).

Следующие стадии развития боковых корней у лотоса проходят иначе, чем у *Victoria cruziana* и *Nymphaea*. У *Nelumbo nucifera* не наблюдается обособления боковых частей чехлика. Более того, границу между чехликом и периблемой провести нельзя. Можно отграничить только тело корня от колпачка. В таблице, 2, ж, з изображен боковой корень, еще не вышедший на поверхность из тканей материнского корня (его окружают ткани коры, уже начавшие разрушаться). Однако он уже имеет структуру, близкую к структуре взрослого корня, несмотря на гораздо меньший диаметр.

Непосредственное отношение к проблеме появления дерматогена имеют данные о строении апекса взрослого корня у *Anaxagorea brevipes* из сем. *Alismaceae*. В апексе корня этого растения, видимо, имеется общая инициальная зона (рис. 3). Можно предположить, что все гистогены связаны с одной инициальной клеткой. Большая часть периблемы расширяется в результате удвоения рядов своих клеток по типу Т-делений, свойственных корпусу корня, — обращенное Т. В самых внешних слоях периблемы удвоение рядов клеток происходит по типу колпачка (пря-

¹ Рассматриваемые здесь вопросы не являлись центральными в более ранней статье автора (1974) и были изложены в краткой форме как предварительные данные. Последующая разработка вопроса о соотношении открытого и закрытого типов позволила внести ряд уточнений в трактовку гистогенеза в боковых корнях.

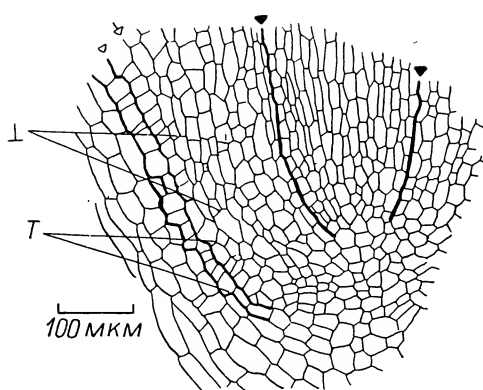


Рис. 3. Апекс взрослого корня *Anaxagorea brevipes* (продольный разрез).

Здесь и на рис. 4 и 5 черными треугольниками отмечена граница между плеромой и перилеммой, белым треугольником — граница между чехликом и корой; стрелкой — граница между телом корня и колпачком.

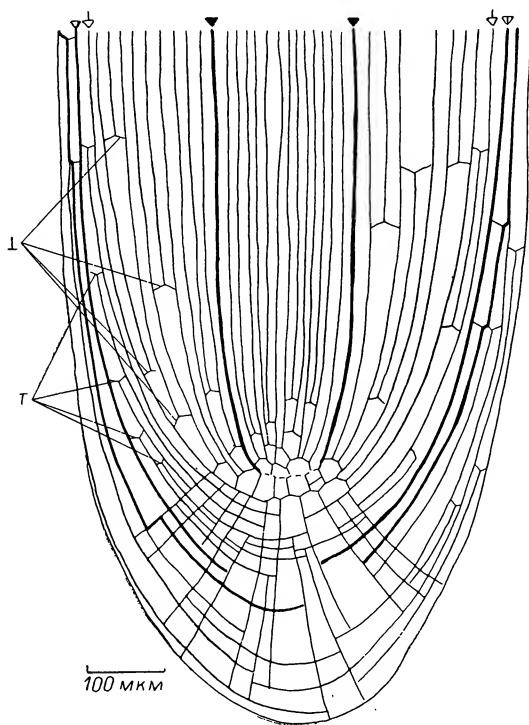


Рис. 4. Схема строения взрослого корня *Anaxagorea brevipes*.

мое Т). Таким образом, граница между телом корня и колпачком, с одной стороны, и корой и чехликом, с другой, не совпадает (рис. 3, 4).

Дермокалиптроген, в результате деятельности которого формируются ризодерма корня и корневой чехлик, расположен не на границе между телом корня и колпачком. Если у *Annona cherimolia* и других представителей *Magnoliales* (Воронкина, 1975) дермокалиптроген отчетливо виден благодаря преобладающим там антиклинальным делениям, то у *A. brevipes* дермокалиптроген может быть отмечен как слой, генетически свя-

занный с ризодермой, а не как пограничный слой между чехликом и корой. Он прослеживается от самого внешнего слоя корня, выполняющего функции поглощения и защиты.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследованные в данной работе ранние стадии развития боковых корней лотоса и нимфейных позволили более конкретно представить путь эволюции апикальных меристем корня. Они подтвердили обнаруженную Гуттенбергом закономерность в развитии корня покрытосеменных — перемещение очагов периклинальных делений во внутреннем слое эпистели идет к основанию зачатка, а во внешнем — к верхушке (см. таблицу, 1, г, д; 2, б, е). Закрепление этого процесса в эволюции растений должно было привести к появлению системы клеточных делений по типу тела-колпачка, которая оказалась важной ступенью в прогрессе гистогенеза корня. В результате последующего совершенствования этой системы вся периблема и производная от нее кора стали наращиваться путем Т-делений типа тела корня, тогда как до этого наращивание коры могло происходить только по типу колпачка (Воронин и др., 1973).

Эту мысль Н. С. Воронин развивал и ранее (1964, 1969) при сравнении структур апекса взрослого корня голосеменных и покрытосеменных. Его схемы (Воронин, 1964, с. 64; 1969, с. 72) показывают, как должна была произойти перестройка одного очага клеточных делений на два разных, благодаря чему протодерма стала стабилизироваться на границе между ними. Как следствие этого у покрытосеменных стала уменьшаться протяженность чехлика по телу корня (так, например, у злаков он почти не прикрывает боковых частей корня, а защищает только зону инициальных клеток).

Изучение процесса заложения боковых корней, дающее полную серию последовательных стадий развития корня, показывает, как и в какой момент онтогенеза корня эта перестройка произошла.

Результаты изучения ранних стадий развития корня не только конкретизировали направления эволюции гистогенеза корня, установленные Ворониным (1964, 1969) при изучении структуры взрослых корней, но и выявили неожиданную и очень интересную их особенность. Известно, что в ходе развития корневого апекса как при закрытом, так и при открытом типе взрослого корня сначала формируются закрытые структуры с независимыми инициалами для всех гистогенов, расположенными по вертикальной оси корня. По мере развития корня они или заменяются открытыми, или сохраняются неизменными в соответствии с типом строения взрослого корня. Это обнаружили сначала Ван Тигем и Дульо (1888) при исследовании развития боковых корней у *Magnolia coco*, *Annona cherimolia*, *Ranunculus thomasi* и др., а затем и Гуттенберг со своими сотрудниками у *Helianthus annuus* из двудольных (Guttenberg et al., 1955) и у *Allium giganteum* из однодольных (Heydel, Guttenberg, 1957).

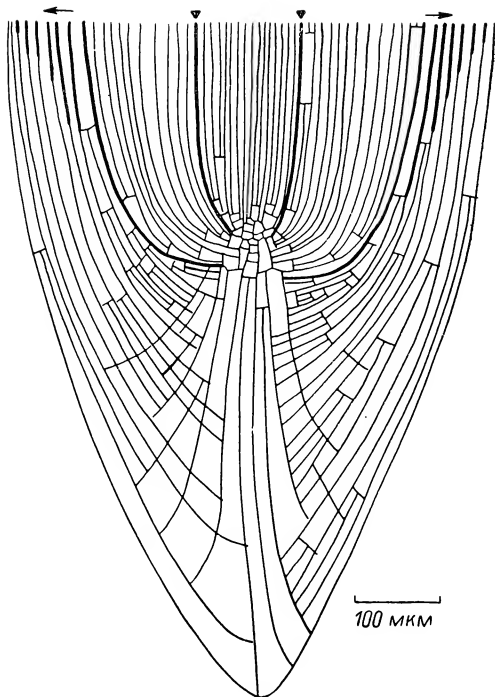
В этом явлении интересно то, что в онтогенезе корня закрытый тип может сменяться открытым. Между тем известно, что закрытые структуры большинством анатомов признаны наиболее совершенными и что они свойственны апексу взрослого корня растений, принадлежащих к наиболее продвинутым порядкам цветковых. Однако, как мы видели, они появляются на ранних стадиях и в более примитивных порядках с открытым типом строения взрослого корня.

Проведенное нами изучение ранних стадий развития корня у лотоса и нимфейных, взрослые корни которых имеют открытую структуру, показало, что в определенный момент развития в апексе корня этих растений складывается закрытая структура, существующая непродолжительное время. Очень скоро порядок клеточных делений в зоне инициальных клеток перилемы и плеромы изменяется и окончательно формируется открытый тип (рис. 2; таблица, 2, 3).

Рис. 5. Схема строения взрослого корня *Calycanthus occidentalis* Hook. et Arn.

1, а—ж — образование бокового корня у *Victoria cruziana* Orbigny; 2, а—з — образование бокового корня у *Nelumbo nucifera* Gaertn.

см — схизогенные межклетники, эмк — эндодерма материнского корня. Остальные обозначения, как на рис. 1.



Такое распределение интенсивности делений в первых двух слоях (производные эпистели) отмечено в зачатках корней многих покрытосеменных растений как с закрытым, так и с открытым типом строения взрослых корней. Однако в корнях открытого типа тенденция к восстановлению исходного состояния берет верх и снова устанавливается открытое соединение между телом корня и корневым чехликом. Тем не менее наблюдаемый короткий период закрытого состояния следует рассматривать как реальную предпосылку, определившую возможность создания более рациональной структуры, устойчивость которой была достигнута лишь в наиболее продвинутых таксонах.

Эти наблюдения легко объясняются предположением о том, что способ формирования закрытого типа апекса корня на первых порах был неустойчив и это состояние сохранилось у примитивных форм покрытосеменных.

Появление закрытого типа на ранней стадии онтогенеза корня не укладывается в рамки биогенетического закона. Его следует рассматривать как свидетельство прошлого, когда совмещались обе неясно выраженные возможности.

Схема Гуттенберга отчетливо показывает также, какие изменения должны были произойти в ходе онтогенеза корня, чтобы в эволюции стабилизировалась граница между телом корня и колпачком. (Напомним, что ни у каких исследованных в этом отношении голосеменных указанной границы не существовало).

На нашем материале можно проследить, как одновременно со становлением закрытого типа происходило обособление пограничного слоя между перibleмой и чехликом — протодермы, столь характерного для корня покрытосеменных. В результате совершенствования апекса корня граница между перibleмой и чехликом совпала с границей между телом корня и колпачком. Однако процесс вычленения протодермы сложный и осуществлялся постепенно. Можно было предположить, что в апексах корней некоторых примитивных покрытосеменных он отсутствует, и это было обнаружено у *Polyalthia longifolia* и *Nelumbo nucifera*. У *Calycanthus occidentalis* этот слой также еще не выражен (рис. 5), хотя граница между телом корня и колпачком у них уже проходит ближе к зоне инициалей, чем у *Polyalthia* и *Nelumbo*. У ряда других относительно примитивных покрытосеменных имеются признаки появления дерматогена, но эта новая структура еще не устойчива. Так, у *Anaxagorea brevipes* дерматоген и производная из него протодерма присутствуют, но выражены недостаточно отчетливо (рис. 3, 4). Этот слой может быть определен только по положению в кончике корня при прослеживании поверхностного слоя

из более зрелой части корня в апекс. Клетки, образующие его, еще не приобретают характерной для протодермы формы. Дерматоген значительно удален от зоны инициалей и, что особенно важно, расположен не на границе между телом корня и колпачком (в периблеме еще видны Т-деления, осуществляющиеся по типу колпачка). Все три случая могут быть приняты как наиболее примитивные, особенно у *Polyalthia longifolia* и *Nelumbo nucifera*. Отсутствие дерматогена как генетически непрерывного слоя в апексах корней у *Polyalthia longifolia*, *Nelumbo nucifera*, *Calycanthus occidentalis*, равно как и неопределенность этого новообразования у *Anaxagorea brevipes*, также свидетельствуют в пользу эволюционной примитивности неустойчивой структуры корня.

В заключение считаю своим долгом выразить благодарность М. М. Подкиной и Н. С. Воронину за полезные замечания, сделанные при прочтении рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Воронин Н. С. (1964). Эволюция первичных структур в корнях растений. Учен. зап. Калужск. пед. инст., 13. — Воронин Н. С. (1969). Апикальные меристемы в корнях голосеменных растений и принципы их графической интерпретации. Бот. ж., 54, 1. — Воронин Н. С., Н. В. Воронкина, М. М. Подкина, (1973). Строение апекса корня *Gnetales*. Бот. ж., 58, 11. — Воронкина Н. В. (1974). Анатомическое строение апекса корня *Nymphaeales* J. Schaffner. Бот. ж., 59, 10. — Воронкина Н. В. (1975). Гистогенез в апексах корней покрытосеменных растений и возможные пути его эволюции. Бот. ж., 60, 2. — Велес К. (1968). On the stainability of plant cell walls with alcian blue. Biol. plantar., 10, 5. — Eriksson J. (1878). Über das Urmeristem der Dikotylen-Wurzeln. Jahrb. wissenschaft. Bot., 11, 5. — Flahault Ch. (1878). Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les phanérogames. Ann. Sci. Nat. Bot., 6, 6. — Guttenberg H. von. (1960). Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. 1. Die Angiospermen. Handb. Pflanzenanat., VIII, 3. — Guttenberg H. von, J. Burmeister, H. J. Brosell. (1955). Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen II. Planta, 46, 2. — Hanstein J. (1870). Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dicotylen. Bot. Abhandl. Gebiet. Morphol., 1, 1. — Heydel H. R., I. H. von Guttenberg. (1957). Vergleichende Studien über die Entwicklung von Primär-, Seiten- und Sproßbürtigen Wurzeln bei einigen Liliaceen. Bot. Stud., 7. — Janczewsky E. (1874). Das Spitzenwachstum der Phanerogamenwurzeln. Bot. Ztg., 32, 8. — Nägeli C., H. Leitgeb. (1868). Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beitr. Wiss. Bot., 4. — Pankov H., I. H. von Guttenberg. (1957). Vergleichende Studien über die Entwicklungen monokotyler Embryonen und Keimpflanzen. Bot. Stud., 7. — Pillai A., K. Y. Kavathekat. (1975). Apical meristems in *Nymphaea stellata* Willd. Proc. Ind. Acad. Sci., 81, 2. — Schüepf O. (1917). Untersuchungen über Wachstum und formwechseln von Vegetationspunkten. Jahrb. Wissenschaft. Bot., 57, 17. — Tieghem Ph. van, H. Douliot. (1888). Recherches comparative sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. Sci. Nat. Bot., 7, 8.

Калужский
педагогический институт
им. К. Э. Циолковского.

Получено 18 III 1977.

УДК 632.51 (571.642)

Т. Н. Ульянова

СОРНО-ПОЛЕВАЯ ФЛОРА САХАЛИНСКОЙ ОБЛАСТИ

T. N. ULJANOVA. WEED-FIELD FLORA OF THE SAKHALIN

Впервые полно изучена сорно-полевая флора Сахалинской области (о. Сахалин). Отмечены наиболее широкораспространенные виды сорных растений. Для всех видов (92) указана географическая (сельскохозяйственные зоны) и экологическая (сельскохозяйственные культуры) приуроченность.

В земледельческом отношении о. Сахалин очень молод. Земледелие зародилось здесь всего около 100 лет назад. Порт Александровский (ныне г. Александровск-Сахалинский) был местом ссылки в 60-е годы XIX в.

Александровская долина была первым земледельческим районом, освоенным с 1862 г. Несколькими позже отбывшими наказание ссыльными была освоена долина р. Тымь. В 1869—1871 гг. на юге острова появились вольные крестьяне-переселенцы, которые основали поселки Ново-Александровский, Воскресенский и Станционный. Безусловно, что именно в этот период и начался приток сорных растений с запада, из европейской части России. Позднее японскими земледельцами были занесены в основном на юг острова некоторые растения из Восточной Азии (Попов, 1969).

Очевидно, немаловажное значение в натурализации занесенных (за-везенных с семенами) сорных растений имели сравнительно благоприятные климатические условия Сахалинской обл., климат которой может быть охарактеризован как муссонный с умеренной температурой воздуха.

В освоенной в сельскохозяйственном отношении южной половине острова средняя температура самого теплого месяца (августа) составляет 15—18°, продолжительность периода активной вегетации (при средне-месячной температуре воздуха выше 10°) достигает 120 дней, безморозный период — 150 дней; на севере соответственно — 70 и 100 дней. Осадков на юге выпадает 700—1000, на севере — 400—550 мм в год, из которых от $\frac{2}{3}$ до $\frac{3}{4}$ приходится на теплый период, что обеспечивает достаточное и временами избыточное увлажнение. Солнечные дни летом чередуются со значительным количеством облачных и пасмурных дней.

В литературе по сорным растениям Сахалинской обл. нет достаточно полной сводки их видового состава, географического распространения, встречаемости и обилия. Имеющиеся работы посвящены либо влиянию гербицидов на сорные растения (Лукин, 1971, 1972), либо лишь частично отражают их видовой состав в Сахалинской обл. (Моторина, 1955). В целом для Сахалина в них приводится 26 видов сорных, около 12 отнесены к злостным сорнякам (*Stellaria media*, *Agropyron repens*, *Avena fatua*, *Polygonum convolvulus*, *P. perfoliatum*, *Chenopodium album*, *Sonchus arvensis*, *Cirsium arvense*, *Galeopsis bifida*, *Spergula arvensis* и виды *Rumex*).

Наиболее полное сообщение о комплексе адвентивных видов Сахалина, а следовательно, и о сорных растениях мы находим у М. Г. Попова (1969, с. 25—28). Он отмечает: «Вследствие молодости сахалинского земледелия адвентивный комплекс не особенно велик, но все же он уже и теперь состоит из 100 видов и имеет шансы пополняться в будущем за счет нового заноса». Список адвентивных видов в его работе не приводится, но содержатся сведения о распространении на Сахалине некоторых сеgetальных растений, которые позволяют судить о дальнейшем расселении сорняков. М. Г. Попов пишет: «полевой вьюнок (березка) встречается как редкое или редчайшее растение лишь в средней части Сахалина, у русских поселков, а на юге острова совсем не известен. . . Обыкновенная льнянка, например, на юге Сахалина растет в больших количествах только в одном ущелье (Графитовом) Судзуйского хребта, но не вышла ни на одно поле Сусунайской долины, главного земледельческого района южной части острова». К редчайшим растениям автор относит осот огородный. Подчеркивается, что на юге острова почти отсутствуют корнеотпрысковые растения и что главным многолетним сорняком полей на юге является пырей ползучий. Из однолетников названы «сурепки, мокрица (*Stellaria media* Сут.), овсюг, торица обычная, марь белая, пикульник (*Galeopsis tetrahit* L.), гречишники (узловатый, седой, страшно колючий, пронзеннолистный), осот желтый». Далее автор сообщает: «Мышей почти не встречается на полях Сахалина. На лугах и по канавам обычные щавели (курчавый и туполистный), а на сеяных лугах — одуванчик».

Наиболее благоприятные условия для развития растений имеются в южной, юго-западной и западной частях острова, наименее благоприятные — в северной и восточной (влияние холодного Сахалинского течения).

В 1974 г. сотрудники Всесоюзного института растениеводства обследовали большую часть Сахалина, за исключением самой северной, отно-



Маршрут экспедиции Всесоюзного института растениеводства в 1974 г.

Жирные линии — маршрут; кружки — пункты, в которых проведены исследования.

сящейся к подзоне лиственных лесов и не имеющей развитого сельского хозяйства (см. рисунок).

Было сделано 188 геоботанических описаний в пяти сельскохозяйственных зонах острова, из них в Южной — 43, Юго-Западной — 48, Западной — 34, Восточной — 31, Северной — 32 (Агротехнические рекомендации. . ., 1972). Обследования проводились методом маршрутно-рекогносцировочных геоботанических исследований, основное внимание при этом уделялось видовому составу сорных растений, их географии, встречаемости и обилию. Последнее определялось глазомерно по пятибалльной системе (Хребтов, 1926).

Северная сельскохозяйственная зона обследовалась на базе совхозов Тымовского района («Краснореченский», «Красная Тынь»).

Выяснилось, что наиболее широко распространенными здесь сорняками являются однолетние виды: *Stellaria media*, *Chenopodium album*, *Galeopsis bifida*, *Brassica campestris*, *Spergula arvensis*, *Polygonum lapathifolium*, *P. convolvulus*. Из многолетних видов преобладают *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis*, *Agropyron repens*, *Stachys palustris*. Всего в этой зоне на полях различных культур нами отмечен 41 вид сорных растений.

Восточная сельскохозяйственная зона обследована на базе совхозов «Буюклинский» Смирныховского р-на и «Макаровский» Макаровского р-на. Как и в предыдущей зоне, среди сорных растений здесь преобладают однолетние виды: *Stellaria media*, *Polygonum lapathifolium*, *Chenopodium album*, *Galeopsis bifida*, *Spergula arvensis*, *Brassica campestris*. Новыми являются *Raphanus raphanistrum* и *Fagopyrum tataricum*. Следует отметить, что *R. raphanistrum* и *F. tataricum*, являясь злостными засорителями в Восточной зоне, в Северной зоне не обнаружены. Участие много-

летних сорных растений в засорении полей Восточной зоны значительно меньше. Здесь отсутствуют *Stachys palustris* и *Cirsium setosum*. В незначительном количестве на полях картофеля отмечены *Agropyron repens*, *Rumex nipponicus*, *Sonchus arvensis*, на полях клевера и овса с горохом *R. nipponicus* и *R. acetosella*.

Всего на полях этой зоны обнаружено 37 видов сорных растений.

Западная сельскохозяйственная зона обследована на базе совхозов «Томаринский» Томаринского района и «Краснопольский» Угледорского р-на. Видовой состав сорных растений данной зоны оказался значительно разнообразнее, чем в предыдущих двух зонах.

Основной вред сельскохозяйственным культурам здесь также наносят виды, отмеченные в Северной и Восточной зонах, — *Stellaria media*, *Spergula arvensis*, *Chenopodium album*, *Galeopsis bifida*, *Brassica campestris*, *Polygonum lapathifolium*, *P. convolvulus*. Помимо перечисленных видов, на полях этой зоны также очень широко распространены *Brassica juncea* и *Avena fatua*, не произрастающие в Северной и Восточной зонах. Видовой состав многолетних сорных растений здесь тоже несколько иной. Значительно меньше распространены *Sonchus arvensis* и *Cirsium setosum*; преобладают на полях *Equisetum arvense* и *Agrostis gigantea*, последний вид не отмечен в Северной и Восточной зонах, а в Западной засоряет в основном посадки картофеля и овощей. Всего на полях этой зоны обнаружено 48 видов сорных растений.

В Юго-Западной сельскохозяйственной зоне обследованы совхозы «Костромской» Холмского р-на и «Невельский» Невельского р-на. Злостным засорителем всех сельскохозяйственных культур в данной зоне является *Agropyron repens*, присутствующий почти на каждом поле (балл 3—5). Из многолетников также широко распространены *Rumex nipponicus* и *Agrostis gigantea*. Из однолетних видов, как и в трех предыдущих зонах, основными засорителями являются *Stellaria media*, *Spergula arvensis*, *Galeopsis bifida*, *Brassica campestris*, *B. juncea*, *Chenopodium album*, *Polygonum lapathifolium*, *P. convolvulus*.

Такие виды, как *Commelina communis*, распространенная в Юго-Западной зоне в основном на посадках капусты, и *Helianthus tuberosus* — в посадках картофеля, не отмечены в Северной, Восточной и Западной зонах. В целом видовой состав сорных растений Юго-Западной зоны оказался самым многочисленным; всего здесь на полях различных сельскохозяйственных культур обнаружено 65 видов сорных растений.

Южная сельскохозяйственная зона обследована на базе совхозов «Анивский», «Корсаковский» и «Южно-Сахалинский» Анивского р-на, а также совхоза «Долинский» Долинского р-на.

Основными засорителями здесь являются однолетние виды, отмеченные и в предыдущих зонах: *Stellaria media*, *Spergula arvensis*, *Galeopsis bifida*, *Brassica campestris*, *B. juncea*, *Chenopodium album*, *Polygonum lapathifolium*. Типичным только для Южной зоны и широко распространенным здесь является *Polygonum perfoliatum*, засоряющий большинство полей картофеля и овощных культур Анивского р-на. Из многолетних видов наиболее широко распространены *Agropyron repens*, *Agrostis gigantea*, *Rumex nipponicus*, *Sonchus arvensis*. Изредка, как и в Юго-Западной зоне, на полях картофеля Анивского р-на отмечен *Helianthus tuberosus*. Всего на полях Южной зоны нами обнаружено 47 видов сорных растений.

Анализ сделанных геоботанических описаний показал, что в настоящее время на полях картофеля, овощных и кормовых культур Сахалинской обл. произрастает не 26, как отмечалось раньше, а 92 вида сорных растений (см. таблицу). К злостным же засорителям, широко распространенным и характеризующимся большим обилием (балл 3—5) на всей территории области либо в одной сельскохозяйственной зоне (встречаемость не менее 25%), мы относим не 10—12 видов (прежние данные), а около 25. Из однолетних видов это *Stellaria media*, *Spergula arvensis*, *Galeopsis bifida*, *Chenopodium album*, *Polygonum perfoliatum*, *P. lapathifolium*, *P. convolvulus*, *P. aviculare*, *Avena fatua*, *Brassica campestris*, *B. juncea*, *Raphanus*

Виды сорных растений, отмеченные на полях сельскохозяйственных культур
Сахалинской области в 1974 г.

Семейство, вид	Сельскохозяйственные зоны																			
	Южная				Юго-Западная				Западная				Восточная				Северная			
	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г
<i>Equisetaceae</i>																				
<i>Equisetum arvense</i>	+	+				+			+	+			+		+				+	+
<i>E. palustre</i>	+																			
<i>Gramineae</i>																				
<i>Echinochloa crus-galli</i>	+	+				+	+		+	+									+	
<i>Setaria viridis</i>	+	+				+	+			+			+						+	
<i>Phleum pratense</i>	+								+	+		+								
<i>Agrostis clavata</i>															+					
<i>A. gigantea</i>	+	+				+	+			+										
<i>A. stolonifera</i>	+																			
<i>Avena fatua</i>	+					+	+				+									
<i>Beckmannia syzigachne</i>	+					+	+		+	+			+							
<i>Phragmites australis</i>	+	+				+	+		+	+		+								
<i>Poa annua</i>	+	+			+	+	+		+	+		+	+							
<i>Agropyron repens</i>	+	+		+	+	+			+	+	+	+	+		+		+	+	+	
<i>Commelinaceae</i>																				
<i>Commelina communis</i>	+					+	+	+												
<i>Juncaceae</i>																				
<i>Juncus bufonius</i>																			+	
<i>Cannabaceae</i>																				
<i>Cannabis sativa</i>						+														
<i>Polygonaceae</i>																				
<i>Rumex acetosella</i>	+				+	+			+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>R. confertus</i>	+																			
<i>R. longifolius</i>			+						+	+			+	+	+	+			+	
<i>R. nipponicus</i>	+	+	+		+	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Polygonum ajanense</i>												+								
<i>P. aviculare</i>			+	+		+			+	+		+	+				+	+	+	
<i>P. convolvulus</i>	+				+	+			+	+	+	+	+		+		+	+	+	
<i>P. heterophyllum</i>							+											+	+	
<i>P. hydropiper</i>							+													
<i>P. lapathifolium</i>	+	+	+		+	+	+		+	+	+		+	+	+		+	+	+	
<i>P. longisetum</i>					+	+														
<i>P. nepalense</i>							+													
<i>P. perfoliatum</i>	+	+			+	+														
<i>P. sachalinensis</i>	+	+	+		+	+							+	+	+					
<i>P. sieboldii</i>	+				+	+			+	+										
<i>P. thunbergii</i>					+	+	+		+	+		+								
<i>P. weyrichii</i>					+								+							
<i>Fagopyrum tataricum</i>	+									+			+	+	+					
<i>Chenopodiaceae</i>																				
<i>Chenopodium album</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	
<i>Ch. glaucum</i>						+											+	+		
<i>Ch. viride</i>						+														
<i>Amaranthaceae</i>																				
<i>Amaranthus retroflexus</i>						+														

Семейство, вид	Сельскохозяйственные зоны																			
	Южная				Юго-Западная				Западная				Восточная				Северная			
	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г
<i>Caryophyllaceae</i>																				
<i>Stellaria media</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+			+	+	+		+	+	+	
<i>Cerastium caespitosum</i>				+	+	+			+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	
<i>Spergula arvensis</i>	+	+	+		+	+			+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	
<i>S. sativa</i>		+							+				+		+			+	+	
<i>Spergularia rubra</i>	+												+		+			+	+	
<i>Silene alba</i>					+															
<i>S. vulgaris</i>																	+	+		
<i>Ranunculaceae</i>																				
<i>Ranunculus repens</i>																				+
<i>Fumariaceae</i>																				
<i>Fumaria officinalis</i>					+					+										
<i>Cruciferae</i>																				
<i>Thlaspi arvense</i>	+				+										+		+	+	+	
<i>Brassica campestris</i>	+	+	+		+	+	+		+	+	+		+	+	+		+	+	+	
<i>B. juncea</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	
<i>Raphanus raphanistrum</i>	+				+				+	+			+	+	+					
<i>Rorippa islandica</i>			+		+	+							+	+	+			+	+	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>					+	+			+	+			+	+			+	+		
<i>Neslia paniculata</i>					+				+		+				+					
<i>Erysimum cheiranthoides</i>					+	+									+					
<i>Geraniaceae</i>																				
<i>Geranium sibiricum</i>						+														
<i>Euphorbiaceae</i>																				
<i>Euphorbia virgata</i>																	+			
<i>Balsaminaceae</i>																				
<i>Impatiens noli-tangere</i>	+								+								+			
<i>Malvaceae</i>																				
<i>Abutilon theophrastii</i>					+															
<i>Onagraceae</i>																				
<i>Epilobium montanum</i>																		+		
<i>Boraginaceae</i>																				
<i>Myosotis caespitosa</i>																		+		
<i>Labiatae</i>																				
<i>Scutellaria krasevii</i>												+								
<i>Galeopsis bifida</i>	+	+	+		+	+	+		+	+	+		+	+	+		+	+	+	
<i>G. speciosa</i>													+	+	+		+	+	+	
<i>Lamium barbatum</i>													+	+	+		+	+	+	
<i>Stachys baicalensis</i>	+					+							+							
<i>S. palustris</i>	+		+					+									+			
<i>Lycopus uniflorus</i>											+									
<i>Mentha haplocalyx</i>											+									

Семейство, вид	Сельскохозяйственные зоны																			
	Южная				Юго-Западная				Западная				Восточная				Северная			
	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г
<i>Elsholzia patinii</i>							+													
<i>Solanaceae</i>																				
<i>Solanum nigrum</i>					+	+														
<i>Scrophulariaceae</i>																				
<i>Linaria vulgaris</i>					+						+									
<i>Veronica persica</i>	+				+				+	+	+									
<i>Rhinanthus minor</i>																+				
<i>Plantaginaceae</i>																				
<i>Plantago asiatica</i>		+		+		+		+								+				+
<i>Rubiaceae</i>																				
<i>Galium triflorum</i>					+				+	+									+	
<i>G. verum</i>																			+	
<i>Cucurbitaceae</i>																				
<i>Schizopepon bryoniifolius</i>									+											
<i>Compositae</i>																				
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	+																+	+	+	
<i>Bidens radiata</i>	+		+		+	+		+		+	+									
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	+		+	+				+		+										
<i>Matricaria matricarioides</i>	+	+	+			+			+		+		+				+		+	
<i>Artemisia montana</i>					+	+					+		+		+	+	+		+	
<i>Senecio vulgaris</i>	+	+	+		+		+		+				+	+	+					
<i>Arctium lappa</i>								+		+										
<i>Cirsium setosum</i>	+					+			+				+				+	+	+	
<i>Taraxacum officinale</i>								+												
<i>Sonchus arvensis</i>	+	+	+			+			+	+			+				+	+	+	
<i>S. asper</i>										+										
<i>S. oleraceus</i>						+														
<i>Lapsana communis</i>																	+			
<i>Helianthus tuberosus</i>	+					+														

Примечание. А — картофель, Б — овощи, В — овес с горохом, Г — клевер с тимофеевкой.

raphanistrum, *Fagopyrum tataricum*, *Echinochloa crus-galli*, *Matricaria matricarioides*, *Commelina communis*; из многолетних — *Agropyron repens*, *Agrostis gigantea*, *Sonchus arvensis*, *Rumex nipponicus*, *R. acetosella*, *Cirsium setosum*, *Stachys palustris*, *Equisetum arvense*.

Анализ распространения видов сорных растений по сельскохозяйственным зонам показал следующее: близкие по климатическим условиям Северная и Восточная сельскохозяйственные зоны острова имеют общие черты как по видовому составу сорных растений, так и по количеству видов. В них отсутствуют *Agrostis gigantea*, *Brassica juncea*, *Avena fatua*, *Polygonum perfoliatum*, *Commelina communis*. Сходны по составу сорных растений и числу видов Южная, Юго-Западная и Западная сельскохозяйственные зоны. Только на полях этих зон произрастают *Agrostis gigantea*, *Brassica juncea*, *Commelina communis*.

Интересно, что в распространении сорных растений на Сахалине в какой-то мере проявляется закономерность, отмеченная ботаниками для растительного покрова в целом. Известно, что на юге острова значительно усиливается роль японо-маньчжурских элементов (Толмачев, 1959). Среди сорных растений на юге острова также имеется несколько так называемых японо-маньчжурских видов; из широко распространенных это *Polygonum perfoliatum* и *Commelina communis*, из встречающихся в посевах реже — *Polygonum sieboldii*.

Особый интерес представляют виды, еще совсем недавно не указывавшиеся в числе сорных растений Сахалина, а в настоящее время отнесенные нами к числу злостных. Это *Brassica campestris*, *B. juncea*, *Raphanus raphanistrum*, *Polygonum lapathifolium*, *P. aviculare*, *Fagopyrum tataricum*, *Agrostis gigantea*, *Stachys palustris*. Последние два вида, являясь корневищными многолетниками и размножаясь вегетативно, представляют особую опасность для полей Сахалинской обл. *Stachys palustris*, по словам агронома совхоза «Южно-Сахалинский», появился на полях области всего 3—5 лет назад и с тех пор очень быстро завоевывает все новые и новые пространства. Вызывает тревогу появление среди сеgetальных сорных растений новых заносных видов, отмеченных на Сахалине впервые, но уже имеющих тенденцию к дальнейшему распространению, например *Fumaria officinalis* (Ульянова, 1976а), *Helianthus tuberosus*, *Abutilon theophrastii* (Ульянова, 1976б).

При сравнении наших данных с данными М. Г. Попова о распространении некоторых видов сорных растений на Сахалине выявляется следующее. В настоящее время вьюнок полевой не является сеgetальным сорняком региона. Нами вообще не обнаружено ни одного растения этого вида. В то же время льнянка обыкновенная теперь произрастает не только в одном Графитовом ущелье, но является сеgetальным сорняком на полях Юго-Западной и Западной зон. Осот огородный до сих пор остается очень редким на Сахалине растением. Как уже отмечалось, на юге и юго-западе острова, помимо пырея ползучего, из корнеотпрысковых растений в настоящее время широко распространена *Agrostis gigantea*. Почти все указанные М. Г. Поповым однолетники и теперь распространены широко, за исключением сурепок и *Galeopsis tetrahit*. За сурепки в период цветения, вероятно, принимались *Brassica juncea* и *B. campestris*; *G. tetrahit* на Сахалине вообще не произрастает (Воробьев и др., 1974), широко распространенным сорняком является *G. bifida*.

Сравнение сорных растений Сахалина с видовым составом сорных растений Дальнего Востока в целом показывает, что они представлены в основном видами, широко распространенными в тех или иных районах этого большого региона. Так, по нашим наблюдениям, *Polygonum lapathifolium*, *P. convolvulus*, *Galeopsis bifida*, *Avena fatua*, *Agropyron repens*, *Sonchus arvensis* и *Cirsium setosum* широко распространены в Приморском и Хабаровском краях и в Амурской обл.; *Raphanus raphanistrum* и *Fagopyrum tataricum* распространены, хотя и менее широко, в указанных районах, а также в Камчатской обл. *Brassica campestris* является злейшим сорняком Камчатки, *Stellaria media* — Камчатки и Магаданской обл. Сорными растениями, свойственными на Дальнем Востоке в настоящее время лишь Сахалину, являются *Agrostis gigantea*, *Stachys palustris*, *Fumaria officinalis*.

Обнаруженные на полях Сахалинской обл. 92 вида сорных растений относятся к 25 семействам и 64 родам. Наиболее широко и в большом обилии распространены представители шести семейств — *Polygonaceae* (18 видов), *Compositae* (14), *Gramineae* (11), *Labiatae* (9), *Cruciferae* (8), *Caryophyllaceae* (7).

ЛИТЕРАТУРА

Агротехнические рекомендации по возделыванию сельскохозяйственных культур в Сахалинской области. (1972). — Воробьев Д. П., В. Н. Воробьев, Н. Н. Гурзенков, Ю. А. Дороница, Е. М. Егорова, Т. И. Нечаева, Н. С. Пробатова, А. И. Толмачев, А. М. Черняева. (1974).

Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. — В о р о ш и л о в В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Л у к и н В. И. (1971). Сорные растения. В кн.: Вредители, болезни, сорняки сельскохозяйственных культур Сахалина и борьба с ними. Южно-Сахалинск. — Л у к и н В. И. (1972). Борьба с болезнями и вредителями овощных культур. В кн.: Агротехнические рекомендации по возделыванию сельскохозяйственных культур в Сахалинской области. Южно-Сахалинск. — М о т о р и н а Л. В. (1955). Сорняки полей Сахалина и меры борьбы с ними. Южно-Сахалинск. — П о п о в М. Г. (1969). Растительный мир Сахалина. — Т о л м а ч е в А. И. (1959). О флоре о. Сахалина. В кн.: Комаровские чтения, т. XII. М.—Л. — У л ь я н о в а Т. Н. (1976а). О нахождении *Fumaria officinalis* (*Papaveraceae*) на Советском Дальнем Востоке. Бот. ж., 61, 6. — У л ь я н о в а Т. Н. (1976б). Новые заносные растения острова Сахалин. Бюлл. ВИР, 65. — Х р е б т о в А. А. (1926). О методике учета сорно-полевой растительности и ее влиянии на культурные растения. Экономика, 6.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 22 VII 1976.

УДК 537.533.35 : 582.26 (261)

И. В. Макарова

НОВЫЕ ДАННЫЕ К ИЗУЧЕНИЮ ВИДОВ РОДА *THALASSIOSIRA* CL. (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

. V. M A K A R O V A. NEW DATA TO THE STUDY OF *THALASSIOSIRA* CL.
(*BACILLARIOPHYTA*) FROM ATLANTIC OCEAN

Приводятся описание одного нового для науки вида рода *Thalassiosira* Cl. и диагнозы трех интересных и редких видов, а также данные еще о двух видах этого рода, изученных в световом, трансмиссионном и сканирующем электронном микроскопах по материалам из современных осадков шельфа юго-западной Африки.

В последнее десятилетие благодаря применению трансмиссионного и сканирующего электронного микроскопов были получены новые сведения по морфологии и таксономии одного из наиболее трудных морских родов диатомовых водорослей — рода *Thalassiosira* Cl. (Hasle, 1968, 1972a; Hasle, Heimdal, 1968, 1970; Heimdal, 1971; Hasle et al., 1971; Макарова, 1974, 1976; Макарова и др., 1976). Значительно увеличился и видовой состав рода за счет описания новых видов из различных местонахождений, в том числе и из Атлантики (Hasle, 1972b; Fryxell, Hasle, 1972; Fryxell, 1975; Simonsen, 1974; Schrader, 1974; Макарова, 1975, 1976, 1977a, б).

В материале из осадков шельфа юго-западной Африки, любезно предоставленном В. В. Мухиной, оказался довольно богатый и интересный комплекс видов *Thalassiosira*, среди которых обнаружен новый для науки вид. Исследование было проведено в световом и электронном микроскопах: трансмиссионном «Tesla» BS-242B с разрешающей способностью 30 Å и сканирующем — «Jeol» JSM-U3 с разрешающей способностью 200 Å. Световые микрофотографии выполнены в ЛАФОКИ Б. Т. Шапковым, электронные — С. И. Генкалом и В. А. Карловым при участии автора.

Для нового вида и малоизвестных видов приведены полные диагнозы, а для остальных широко распространенных видов — только данные о их распространении и иллюстрации.

Thalassiosira concaviuscula Makar. sp. nov.

Frustula octangulares (tab. I, 7), copulis praedita structura areolata, areolis verticaliter seriatis 40 pro 10 mkm (tab. I, 5, 7). Valvae discoideae 30—43 mkm in diam. medio valde concavae (tab. I, 3, 4), structura areolata,

areolis parvis distinctis, 5—6-angularibus, 20—22 pro 10 mkm, radialiter seriatis, seriebus fasciculos numerosos indistinctos formantibus, lateralibus mediali parallelis, centro areolis paucis elongatis et una magna fultoportula centrali magno juxtaposita praedita (tab. I, 4, 6). Fultoportulae marginales anulatim dispositae 3—4 pro 10 mkm, parte exteriori interiorem superante. Rimoportula unica in anulo unacum fultoportulis disposita ca 1 mkm longa, 0.4 mkm in diam. faciei valvae sub perpendicularis (tab. I, 9—11). Limbus structura valvae.

Т у р у с. Oceanus Atlanticus, shelf Africa pars australi-occidentalis, 19°51'6" lat. aust., 12°37'0" long. orient., V. V. Muchina. In Instituto Botanico nomine V. L. Komarovii Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A f f i n i t a s. Species nostra areolarum dispositione et fultoportula centrali *T. mendiolanae* Hasle et Heimdal similis, a qua tamen fultoportulis marginalibus anulum unum formantibus in partibus valvae ceteris nullis differt.

Панцирь с пояска восьмиугольный (табл. I, 7, см. вклейку), с двумя вставочными ободками. Структура ободков из мелких ареол, расположенных вертикальными рядами — около 40 рядов в 10 мкм (табл. I, 5, 7). Створки в центре сильно вогнутые, 30—43 мкм в диам. (табл. I, 3, 4). Локулярные ареолы с 5—6-угольным наружным отверстием, расположены в радиальных рядах, образующих нечетливые пучки, в которых ряды ареол параллельны длинному среднему ряду. Ареолы одинаковой величины по всей створке, 20—22 ареолы в 10 мкм, образуют плотную сеть, и только в центре створки находятся несколько удлиненных ареол и одна крупная, рядом с которой расположен центральный крупный подпертый вырост (табл. I, 4, 6). По краю створки кольцо из довольно равномерно расположенных подпертых выростов, 3—4 в 10 мкм, разделенных обычно 5—6 рядами ареол. Наружная часть подпертых выростов больше, чем внутренняя. Подпертые выросты направлены под углом к створке и у основания окружены вытянутыми ареолами. Щелевидный вырост один, расположен в одном кольце с подпертыми выростами, длина его наружной части около 1 мкм, 0.4 мкм в диам., направлен почти перпендикулярно к поверхности створки (табл. I, 9—11). Щель этого выроста окружена довольно высокими утолщенными краями. Загиб створки низкий, его структура не отличается от структуры створок, у самого края ареолы переходят в короткие ребрышки.

Т и п. Атлантический океан, шельф юго-западной Африки, 19°51'6" ю. ш., 12°37'0" в. д., в современных осадках, В. В. Мухина; хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Р о д с т в о. По характеру расположения ареол и центральному подпертому выросту имеет сходство с *T. mendiolana* Hasle et Heimdal, но отличается наличием только одного кольца краевых подпертых выростов и их отсутствием на поверхности створки, а также количеством структурных элементов в 10 мкм.

Thalassiosira plicata Schrader (?)

Створки дисковидные, 32—55 мкм в диам., с отчетливой тангентальной волнистостью в центре (табл. II, 1—3, см. вклейку). Структура створок из круглых, почти одинаковой величины ареол, 14—15 в 10 мкм, расположенных в тангенциальных рядах с тенденцией к образованию пучков, в которых ряды ареол параллельны самому длинному ряду (табл. II, 2, 3), но близ края створки отчетливо выступают вторичные ряды прямых или слегка изогнутых тангенциальных линий (табл. II, 1, 2, 5). На расстоянии $\frac{1}{3}$ радиуса от центра створки расположено кольцо подпертых выростов (табл. II, 2—4), кольцо прикраевых подпертых выростов, 7—8 в 10 мкм. Щелевидный вырост один, расположенный примерно на середине радиуса створки, его внутренняя часть уплощенная с довольно толстыми краями, обрамляющими щель (табл. II, 2, 3, 5).

Атлантический океан, шельф юго-западной Африки (19°51'6" ю. ш., 12°37'0" в. д.), современные осадки с глубины 120 м.

Примечание. Этот вид обнаруживает несомненное сходство с *Thalassiosira plicata* Schrader по наличию тангентальной волнистости в центре створки и кольцу подпертых выростов, расположенному на расстоянии $\frac{1}{3}$ радиуса от центра створки, а также присутствию краевого кольца подпертых выростов. Отличается от *T. plicata* формой ареол, их количеством в 10 мкм, менее четко выраженными радиальными пучками из ареол и местоположением щелевидного выроста, который у *T. plicata* находится в пределах краевого кольца подпертых выростов.

T. plicata была описана Шрадером (Schrader, 1974, tab. 3, 1, 2, 4—9) из тропической зоны Индийского океана как вымерший вид, характерный для плиоцена—плейстоцена этого района (Schrader, 1974; Казарина, 1975). Описание сделано на основании данных световой микроскопии. Экземпляры, найденные нами, обладают интересными особенностями структуры створки и, возможно, представляют собой самостоятельный вид, но из-за отсутствия электронных микрофотографий створки с наружной поверхности (они обычно ложатся внутренней стороной к наблюдателю) описывать его как новый преждевременно.

Thalassiosira poro-irregularata Hasle et Heimdal

Створки почти плоские, 27—36 мкм в диам. Структура створок из круглых ареол, расположенных в тангенциальных и радиальных рядах с тенденцией к образованию пучков, ареолы почти одинаковой величины по всей поверхности створки, 10—15 ареол в 10 мкм. В центре створки одна крупная ареола окружена 7—8 более мелкими ареолами. Близ центра створки 2—4 нерегулярно расположенных подпертых выроста (табл. II, 7—12). По краю створки, перпендикулярно к загибу, кольцо равномерно расположенных подпертых выростов, 4 в 10 мкм, разделенных между собой обычно тремя рядами ареол. Наружная часть подпертых выростов короче внутренней (табл. II, 6). Щелевидный вырост один, расположен на середине радиуса створки или ближе к центру створки, имеет уплощенную внутреннюю часть, суженную у основания (табл. II, 6). Загиб створки низкий.

Атлантический океан, шельф юго-западной Африки (19°51'6" ю. ш., 12°37'0" в. д.), современные осадки с глубины 120 м.

Примечание. Первоописание этого вида сделано по материалам из Тихого океана у берегов Чили и Перу (Hasle a. Heimdal, 1970 : 573—575, fig. 55—64, 71, 72). Наши экземпляры отличаются несколько большим диаметром створок (по Хасле, 21—30 мкм в диам.) и меньшим количеством центральных подпертых выростов.

Thalassiosira mendiolana Hasle et Heimdal

Створки плоские или слегка вогнутые, 26.5—35 мкм в диам. Структура створок из округлых или полигональных ареол, расположенных в радиальных рядах, образующих отчетливые пучки, в которых ряды ареол параллельны среднему ряду пучка, 12—18 ареол в 10 мкм. В центральной части створки ареолы расположены более рыхло (табл. III, 1—3, см. вклейку). В центре створки одна крупная ареола, рядом с которой находится центральный подпертый вырост, плотно окруженный несколькими вытянутыми или неопределенной формы ареолами (табл. III, 1, 2, 5). На границе с загибом створки и на самом загибе имеется кольцо из 2—3 рядов мелких подпертых выростов, расположенных в шахматном порядке, 5—6 выростов в 10 мкм. Кроме того, подпертые выросты разбросаны по всей поверхности створки. Наружная часть выростов немного больше внутренней. Щелевидный вырост один, находится в прикраевой зоне, его наружная часть в виде вытянутой воронки (табл. III, 2, 3), внутренняя уплощенная (табл. III, 4). Среди краевых подпертых выростов довольно крупные шипы.

Атлантический океан, шельф юго-западной Африки (19°51'6" ю. ш., 12°37'0" в. д.), современные осадки с глубины 120 м.

Примечание. Первописание этого вида сделано также по материалам из Тихого океана, из прибрежных вод Чили и Перу (Hasle a. Heimdal, 1970, p. 570—572, fig. 44—53, 73, 74; Fryxell a. Hasle, 1972, tab. V, 22—26; tab. VI, 27—32). Кроме того, этот вид указывается для плейстоцена тропической зоны Индийского океана (Казарина, 1975) и в поверхностных осадках Чилийско-Перуанского района Тихого океана (Жузе, 1972). Мною этот вид был также найден у Канарских о-вов (Атлантический океан).

Thalassiosira oestrupii (Ostf.) Hasle

Вид, характерный для субтропических и тропических зон планктона Тихого и Индийского океанов и четвертичных отложений экваториальной зоны. Известны также в верхнебореальной зоне Тихого и Атлантического океанов и в субарктике. Нами найден у африканского шельфа единичными экземплярами (табл. III, 6—8).

Thalassiosira excentrica (Ehr.) Cl.

Вид широко распространен в морях и океанах различных географических зон (табл. IV, 1—7, см. вклейку). Вместе с этим видом найдены единичные экземпляры створок со структурой, очень сходной с таковой у *T. excentrica*, но имеющей довольно длинную наружную часть центрального подпертого выроста (табл. IV, 8).

Дальнейшее исследование материалов из этого и соседних районов в сканирующем и трансмиссионном электронном микроскопах несомненно дополнит недостающие данные по морфологии некоторых изученных видов и вновь найденных.

ЛИТЕРАТУРА

Жузе А. П. (1972). Диатомей в поверхностном слое осадков Чилийско-Перуанского района Тихого океана. Океанология, 12, 5. — Казарина Г. Х. (1975). Зоны диатомей в осадках восточной части тропической области Индийского океана. Океанология, 15, 6. — Макарова И. В. (1974). О морфологии *Thalassiosira rotula* Meunier. Нов. сист. низш. раст., 11. — Макарова И. В. (1975). Новые виды рода *Thalassiosira* Cl. из Баренцева моря. Нов. сист. низш. раст., 12. — Макарова И. В. (1976). Новые данные о морфологии нескольких видов р. *Thalassiosira* Cl. из Тихого океана, изученных в трансмиссионном электронном микроскопе. Бот. ж., 61, 5. — Макарова И. В. (1977а). Новые материалы к познанию рода *Thalassiosira* Cl. из Черного моря. Бот. ж., 62, 4. — Макарова И. В. (1977б). Новые данные о роде *Thalassiosira* Cl. (Bacillariophyta) из Азовского моря. Бот. ж., 62, 6. — Макарова И. В., Г. В. Кузьмин, Л. П. Рябкова. (1976). Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (Bacillariophyta). Нов. сист. низш. раст., 13. — Fryxell G. A. (1975). Three new species of *Thalassiosira*, with observations on the occluded process, a newly observed structure of diatom valves. Beih. Nova Hedw., H. 53. — Fryxell G. A., G. R. Hasle. (1972). *Thalassiosira eccentrica* (Ehrenb.) Cleve, *T. symmetrica* sp. nov. and some related centric diatoms. J. Phycol., 8, 4. — Hasle G. R. (1968). The valve processes of the centric diatom genus *Thalassiosira*. Nytt. Mag. Bot., 15 (3). — Hasle G. R. (1972а). Two types of valve processes in centric diatoms. Beih. Nova Hedw., 39. — Hasle G. R. (1972б). *Thalassiosira subtilis* (Bacillariophyta) and two allied species. Norv. J. of Bot., 19, 2. — Hasle G. R., B. R. Heimdal. (1968). Morphology and distribution of the marine centric diatom *Thalassiosira antarctica* Comber. J. R. microsc. Soc., 88. — Hasle G. R., B. R. Heimdal. (1970). Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscopes. Beih. Nova Hedw., 31. — Hasle G. R., B. R. Heimdal, G. A. Fryxell. (1971). Morphologic variability in fasciculated diatoms as exemplified by *Thalassiosira tumida* (Janisch) Hasle comb. nov. Biol. Ant. Seas. IV, Ant. Res. Ser., 17. — Heimdal B. R. (1971). Vegetative cells and resting spores of *Thalassiosira constricta* Gaarder (Bacillariophyceae). Norv. J. Bot., 18, 3—4. — Schrader H. J. (1974). Cenozoic marine planktonic Diatom stratigraphy of the tropical Indian Ocean. Reg. Deep. Sea Drilling Proj., 24, Washington. — Simonsen R. (1974). The diatom plancton of the Indian ocean expedition of RN «Meteor» 1964—1965. «Meteor» Forschungserg. Reih D, 19.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 VIII 1976.

Л. К. Красавина

ИНТЕРЕСНЫЕ НАХОДКИ ИСКОПАЕМЫХ ХАРОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ИЗ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

L. K. KRASAVINA. INTERESTING RECORDS OF THE FOSSILE CHAROPHYTA FROM
THE EASTERN SIBERIA

По плодonoшениям-гирогонитам¹ из верхнечетвертичных отложений в районе с. Бедоба на р. Иркинеева (приток р. Ангары) описан новый род харовых водорослей *Amphorochara* с одним видом *A. grambastii* и из рода *Chara* — один новый вид с двумя новыми формами *Ch. angarica* f. *angarica* и *Ch. angarica* f. *tenera* и новая форма ранее описанного вида *Ch. palaeofragilis* f. *ornata*.

В 1968 г. С. А. Лаухиним, сотрудником Всесоюзного научно-исследовательского института минерального сырья (ВНИМС), мне были переданы 4 образца с массой плодonoшений харовых водорослей, собранных в Восточной Сибири на р. Иркинеева (правый приток р. Ангары, Ангаро-Саянский р-н) в 3 км выше с. Бедоба. Образцы взяты из обнажения 14-метровой террасы с глубины 6 м из слоя темно-серой и черной глины с прослоями торфа, представляющего собой линзу старичного аллювия. Кроме плодonoшений харовых, здесь же были обнаружены и другие палеонтологические остатки: раковины моллюсков, остракоды, остатки древесины, шишки ели и лиственницы, плодики водных растений. Анализ флоры высших растений, проведенный В. Г. Филиным, показал, что шишки ели сходны с таковыми *Picea* cf. *obovata* Ldb., а шишки лиственницы в основном принадлежат видам из группы *Larix* ex ser. *Pauciseriales* cycl. *Circumpolaris*, *L. ex cycl. Extremiorientales*, которые очень близки современным видам *Larix sibirica* Ldb. и *L. dahurica* Turcz., характерным для более южной части тайги (Лаухин и др., 1971). Найденные в этом же горизонте и в нижележащем слое галечника раковины моллюсков-унионид вызывают особый интерес, так как они теплолюбивы и в настоящее время нигде в Сибири не встречены, а обитают в субтропической зоне и на юге бореальной зоны Восточной Азии и особенно широко распространены в Китае. На основании проведенных литологического и палеонтологического анализов и определения абсолютного возраста ископаемой древесины углеродным методом установлено, что эти отложения относятся к позднечетвертичному времени и имеют возраст $41\,600 \pm 1300$ лет (Лаухин и др., 1971). Кроме того, предполагается, что накопление осадка в бывшем на этом месте, по-видимому, неглубоком и слегка заболоченном водоеме происходило в условиях мягкого климата.

Хорошая сохранность органических оболочек плодonoшений харовых водорослей, а также внутреннего содержимого ооспор подтверждают данные геологов о молодом происхождении исследуемой флоры и включающих ее осадков. Ископаемые харофиты в Восточной Сибири найдены впервые, поэтому, несмотря на малочисленность исследуемых образцов, эти находки представляют научный интерес. Наиболее богатый образец, отобранный из верхнего горизонта линзы, содержал в массе гирогониты, принадлежащие роду *Chara*: *Ch. angarica* (f. *angarica* и f. *tenera*), *Ch. palaeofragilis* f. *ornata* и новому виду нового рода, описанному в данной работе, — *Amphorochara grambastii*. Последний по строению гирогонитов имеет отдаленное сходство с южноамериканским видом *Lamprothamnium longifolium* var. *bulbilliferum* (C. C. Dont) Daily — представителем современной морской флоры.

Находка ископаемых харовых водорослей на территории Восточной Сибири свидетельствует о том, что в позднечетвертичное время в водоемах среднего течения р. Ангары существовали благоприятные условия для обитания и прохождения этими водорослями полного цикла развития,

¹ Гирогонит — fossilized женский гаметаангий.

результатом чего и явились эти обильные плодоношения. В настоящее время современные харовые водоросли этого района почти не изучены, а имеющиеся ссылки на их нахождение в водоемах Восточной Сибири относятся к районам, расположенным южнее.

Ниже приводятся описания найденных видов.

Род *Amphorochara* Krassav. gen. nov.²

Gyrogonita protensa, ellipsoidali-cylindrica, basi attenuata, infundibulari. Partecalcinae quinque, ad apicem neque attenuatae, neque angustata, una vel duae tantum centro contractae.

Гирогониты сильно вытянутые, узкоэллипсоидные или узкоцилиндрические с притупленной или слегка закругленной вершиной и оттянутым в воронку основанием, нередко с обызвествленной коронкой; ИЗИ³ свыше 200. Партекальцин 5, левозавернутые, гладкие или с едва заметной ornamentацией, делающие 2—3 оборота вокруг ооспоры. По краю вершины гирогонита партекальцины, как правило, не сужаются, к центру вершины только одна или две из них слегка расширяются и смыкаются своими концами по кривой линии. Базальная пластинка неизвестна. Ооспора⁴ цилиндрическая, бурая, с пятью извилистыми зубчиками у основания; оболочка ооспоры в проходящем свете светло-бурая, полупрозрачная с неясной точечной скульптурой.

Тип рода: *Amphorochara grambastii* Krassav. sp. nov. Ангаро-Саянский р-н, р. Иркинеева, с. Бедоба. Вегетативные части неизвестны. Видовой состав. Типовой вид.

К характерным признакам рода относятся сильно вытянутая форма гирогонитов со своеобразно устроенной асимметричной апикальной зоной и воронкообразно оттянутым основанием. Кроме того, этот род нередко отличается и обособляется от других современных и ископаемых родов полным обызвествлением коронки.⁵ У *Amphorochara* форма концов партекальцин и расположение их в апикальной зоне отличаются от строения таковых у представителей рода *Chara*. На периферии вершины у последнего наблюдается резкое сужение, а потом к центру — расширение партекальцин, что характерно для «хароидного типа» строения вершины (Horn af Rantzien, 1959a). На вершине гирогонитов *Amphorochara* партекальцины почти не меняют своей ширины и только одна или две из них слегка расширяются в центре и все пять сходятся в центре вдоль ломаной линии (см. рисунок). Утончения и депрессии в периферии апикальной зоны не наблюдается. Соединение верхушечных концов партекальцин образует асимметричной формы ложную «розетку». Строение вершины такого типа предлагается назвать «амфорохароидным». Сходный, но не тождественный тип строения вершины имеется у представителей ископаемых родов *Grovesichara* Horn af Rantz., *Psilochara* Grambast и *Sphaerochara* Mädlер, но у последних или намечается, или имеется ярко выраженная депрессия в периферической зоне вершины.

Amphorochara grambastii Krassav. sp. nov.

(табл. I, 1—6, см. вклейку)

Gyrogonita magna anguste ellipsoidali-cylindrica, apice rotundata, basi attenuata, coronula apice saepe persistente, 1075—1375 mkm longa, 425—550 mkm lata, indice isopolari 200—302. Coronula 125—200 mkm alta. Partecalcinae planae vel concavae et tunc costatae, spiris a latere visis 9—13. Membranae sculptura punctulata (tab. I, 1—6).

Т у р ù с. URSS: Rossia, Sibiria orientalis, fl. Irkineeva, pleistocaenum superius, 1968, S. A. Lauchin; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur.

² Род назван по сходству формы гирогонитов с древним сосудом амфорой.

³ ИЗИ — изополярный индекс.

⁴ Нами была исследована только одна ооспора.

⁵ Из девяти исследованных гирогонитов у пяти была обызвествлена коронка.



Гирогониты крупные, узкоэллипсоидные или узкоцилиндрические, 1075—1375 мкм дл., 425—550 мкм шир., ИЗИ 200—302. Вершина амфорохариоидного типа. Обызвествленная коронка в виде пяти прямых и узких тесно примыкающих друг к другу цилиндрических выростов с вогнутыми наружными стенками, 125—200 мкм выс., хорошо отграниченных от вершины. Партекальцины плоские, реже вогнутые и тогда ребристые, с 9—13 витками, у экватора 70—125 мкм шир., с углом наклона 20—25°. У основания гирогонита партекальцины, не изменяя своей ширины, вытягиваются в воронку, внутри которой лежит почти округлое базальное отверстие 120—175 мкм в диам. Ооспора 925 мкм дл. (без зубчиков), 325 мкм шир., ИЗИ 284, с 10 витками спиралей, 100 мкм шир. у экватора. На вершине ооспоры два коротких зубчика, у основания — пять длинных зубчиков до 150 мкм дл., соединенных поперечной перегородкой (типа «корзинки»). На ооспоре в швах спиральных клеток сохраняются прозрачные ребра — остатки боковых стенок обволакивающих клеток оогония («бахрома»). Оболочка ооспоры с неясно выраженной мелкоточечной скульптурой, прозрачные ребра четко ареолированные.

Т и п. СССР: РСФСР, Вост. Сибирь, р. Иркинеева, с. Бедоба, обнажение, верхний плейстоцен, 1968, С. А. Лаухин; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград) под № 272₍₁₎.

По данным исследования включающей породы описываемый вид можно отнести к обитателям заболоченных торфянистых водоемов.

М а т е р и а л. В коллекции имеется один образец с восемью гирогонитами хорошей сохранности, пять из них имеют хорошо сохранившиеся обызвествленные коронки. Форма партекальцин преимущественно плоская, но встречается и вогнутая. На одном и том же гирогоните могут быть плоские в середине и вогнутые на концах партекальцины. Хорошо сохранились органические оболочки ооспор и их содержимое.

Р о д с т в о. Среди представителей современных харовых водорослей к описываемому виду по форме оогониев очень близок южноамериканский вид *Lamprothamnium longifolium* var. *bulbilliferum* (C. C. Dont.) Daily (Daily, 1967). Сильно вытянутые и узкие оогонии этого вида (832—1040 мкм дл. и 416—468 мкм шир.) напоминают гирогониты *Amphorochara grambastii*, хотя и имеют меньшие размеры. Ограниченность ископаемого материала и отсутствие характеристик в описании известковой оболочки оогониев *L. longifolium* var. *bulbilliferum* не позволили нам отождествить эти роды и виды, тем более что они различаются и экологически: современный является представителем морской флоры, а ископаемый — пресноводной. Отдаленное сходство наблюдается также между описываемым видом и современным австралийским *Lamprothamnium macropogon* (Braun) Ophel. (Horn af Rantzien, 19596), но у последнего размеры оогониев значительно меньше (690—840 мкм дл., 390—480 мкм шир.).

Размерные характеристики гирогонитов приведены в табл. 1.

Chara angarica Krassav. sp. nov.

Gyrogonita late vel anguste elliptica, cylindrica vel ovata, apice prominente vel obtuse rotundato, basi conoidea, saepe dentata. Partecalcinae planae, concavae vel convexae. Oosporae ellipticae, basi denticulis quinque longis praeviae. Membranae sculptura punctulata.

Гирогониты широко- или узкоэллипсоидные, яйцевидные или цилиндрические со слегка выступающей или тупозакругленной вершиной и конусовидным, часто в виде воронки зубчатым основанием. Партекальцины плоские, выпуклые или вогнутые, часто ребристые, иногда орнаменти-

ТАБЛИЦА 1

Размерные характеристики гиругонитов *Amphorochara grambastii*

№ п. п.	Гиругониты, мкм		ИЗИ	Партекальцины	
	длина	ширина		количество	ширина, мкм
1	1200	525	228	9	125
2	1075	525	204	10	125
3	1375	450	302	13	91
4	1350	450	270	11	98
5	1250	425	294	12	100
6	1200	425	282	10	91
7	1125	450	250	13	70
8	1100	550	200	10	125
9	1200	500	240	10	105
Среднее . .	1208	483	252	11	107

рованы едва заметными бугорками. По краю вершины гиругонита партекальцины сужаются до половины ширины, у основания партекальцины слабо расширяются и утолщаются, образуя воронку с маленькими шипиками на конце, окаймляющими небольшое пятиугольное отверстие. Ооспоры эллипсоидные, бурые, темно-бурые или почти черные, с пятью длинными извилистыми шипиками, соединенными поперечной перегородкой у основания, и короткими зубчиками на вершине; наружная оболочка в проходящем свете желтая или бурая, мелкоточечная.

Вид полиморфный. Название дано по местонахождению вида.

Новый вид отличается от наиболее близких к нему современных видов *Chara rudis* Leonh., *Ch. hispida* L. и *Ch. fragilis* Desv. формой гиругонитов, их большими размерами и большим количеством витков спиралей, а от известных ископаемых видов — формой гиругонитов и отдельными деталями строения известковой оболочки.

Forma *angarica*‡

(табл. II, 1—3, см. вклейку)

Gyrogonita magna, late elliptica, raro ovata, apice prominente, raro obtuse rotundato, 850—1100 mkm longa, 550—700 mkm lata, indice isopolari 124—162. Partecalcinae planae vel subconvexae, saepe costatae, 75—82 mkm latae, spiralis a latere visis 12—16 (tab. II, 1—3).

Т у р у s: URSS: Rossia, Sibiria orientalis, fl. Irkineeva, pleistocae-num superius, 1968, S. A. Lauchin; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Гиругониты крупные, широкоэллипсоидные, реже яйцевидные, 850—1100 мкм дл., 550—700 мкм шир., ИЗИ 124—162, со слегка выступающей, реже тупозакругленной вершиной. Партекальцины плоские или слабо выпуклые, реже вогнутые, с 12—16 витками, 75—82 мкм шир. у экватора, с углом наклона 15°. Ребристость гиругонитов хорошо выражена при плоских и вогнутых партекальцинах, при выпуклых — видны борозды. На некоторых гиругонитах заметна слабая орнаментация в виде маленьких бугорков. В центре вершины партекальцины расширяются неодинаково (от 125 до 150 мкм) и соединяются по зигзагообразной линии, часто утолщенной в виде ребра. Ооспоры эллипсоидные, бурые, реже почти черные, 625—750 мкм дл., 375—500 мкм шир., ИЗИ 140—157, с 12—15 витками спиралей, 50—75 мкм шир., ребристые, с зубчиками на вершине; оболочка в проходящем свеге желтая, двуслойная, усыпанная мелкими ареолами, 3—7 в 10 мкм.

Т и п. СССР: РСФСР, Вост. Сибирь, р. Иркинева, верхний плейстоцен, 1968, С. А. Лаухин; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград) под № 272₍₂₎.

М а т е р и а л. В коллекции имеется три образца, собранных из одного горизонта, около 200 гирогонитов, имеющих хорошую сохранность известковых и органических оболочек ооспор и их содержимого.

Р о д с т в о. Данная типовая форма по многим признакам сходна с обывзвествленными плодоношениями современных видов: *Chara rudis* Leonh., *Ch. fragilis* Desv. и *Ch. hispida* L. (Migula, 1897), от которых отличается бóльшими размерами и бóльшим числом витков спиралей. Многие описанные нами ранее из плейстоцена ископаемые виды — *Ch. assinovskiensis* Krassav. f. *assinovskiensis*, *Ch. palaeochispida* Krassav. и *Ch. hispidorudis* Krassav. (Красавина, 1970, 1971, 1974) — по отдельным признакам близки к описываемой форме; наибольшее сходство замечено с *Ch. hispidorudis*, от которой новая форма отличается более оттянутыми апикальным и базальным концами. По нашим наблюдениям, все перечисленные виды, включая и новый вид, представляют собой группу сходных, родственных видов, между которыми нетрудно найти переходные формы. Размерные характеристики гирогонитов приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Размерные характеристики гирогонитов
Chara angarica f. *angarica*

№ п. п.	Гирогониты, мкм		ИЗИ	Партекальцины	
	длина	ширина		количество	ширина, мкм
1	975	675	144	12	82
2	925	675	137	14	75
3	950	675	140	14	82
4	1000	700	142	14	75
5	1100	675	162	13	82
6	925	675	137	15	75
7	875	625	140	13	75
8	975	625	124	15	75
9	850	625	136	13	82
10	1025	650	157	16	75
Среднее . .	960	660	142	14	78

Forma tenera Krassav. f. nov.

(табл. II, 4, 5)

Gyrogonita anguste ellipsoidalia vel cylindrica, apice prominente, 700—1125 mkm longa, 400—550 mkm lata, indice isopolari 175—211. Partecalcinae planae vel concavae, costatae, 50—70 mkm latae, spiris a latere visis 14—16 (tab. II, 4, 5).

Т у п у с: URSS. Rossia, Sibiria orientalis, fl. Irkineeva, pleistocaenum superius, 1968, S. A. Lauchin; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Гирогониты узкоэллипсоидные или цилиндрические, 700—1125 мкм дл., 400—550 мкм шир., ИЗИ 175—211, с выступающей заостренной вершиной и конусовидно оттянутым основанием. Партекальцины плоские или вогнутые, ребристые, с 14—16 витками, 50—70 мкм шир. у экватора, с углом наклона 18°. У гирогонитов с плоскими партекальцинами хорошо видны борозды, с вогнутыми партекальцинами — ребра, которые на вершине образуют острый носик. Ооспоры узкоцилиндрические, темно-бурые, 775—875 мкм дл., 375—450 шир., ИЗИ 194—206, с 15—16 витками спиралей, 50—60 мкм шир.; оболочка ооспоры в проходящем свете бурая, слоистая, с едва заметной завуалированной структурой в виде мелких ареол, 5—7 в 10 мкм.

Т и п. СССР: РСФСР, Вост. Сибирь, р. Иркинеева, верхний плейстоцен, 1968, С. А. Лаухин; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград) под № 272₍₄₎.

М а т е р и а л. В коллекции имеется два образца из одного горизонта, 36 гиругонитов различной сохранности.

Р о д с т в о. От типовой формы отличается более узкими гиругонитами и партекальцинами, более темной и менее четко скульптурированной оболочкой ооспоры. Наиболее близкими к описываемой форме являются *Chara eboliangensis* Wang Shui (Wang, 1961) и *Ch. brongniarti* Br. ex Unger (Unger, 1850; Grambast, Paul, 1965), но последние значительно меньше по размерам и более широкие по форме. К данному кругу форм относятся еще *Ch. molassica* f. *kirghisensis* (Maslov) Krassav. (Красавина, 1971), которая также отличается значительно меньшими размерами и формой базального конца. Размерные характеристики гиругонитов приведены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3
Размерные характеристики гиругонитов
Chara angarica f. *tenera*

№ п. п.	Гиругониты, мкм		ИЗИ	Партекальцины	
	длина	ширина		количество	ширина, мкм
1	900	450	200	15	60
2	825	425	193	14	62
3	700	400	175	15	50
4	875	450	194	16	50
5	775	425	182	14	55
6	900	450	200	14	55
7	950	450	211	16	60
8	750	400	187	16	50
9	925	500	185	16	60
10	1125	550	204	15	70
Среднее . .	872	450	193	15	57

Chara palaeofragilis f. *ornata* Krassav. f. nov.

(табл. II, 6—9)

Gyrogonita late ovalia vel ovata, apice prominente, rotundato, basi attenuata, dentata, 625—800 mkm longa, 425—575 mkm lata, indice isopolari 134—166. Partecalcinae convexae, tuberculatae, raro planae vel concavae, 63—75 mkm latae, spiris a latere visis 10—13. Linea suture plerumque undulata. Oosporae anguste vel late ellipsoidales. (Tab. II, 6—9).

Т у п у s. URSS: Rossia, Sibiria orientalis, fl. Irkineeva, pleistocaenum superius, 1968, S. A. Lauchin; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Гиругониты широкоовальные или яйцевидные, 625—800 мкм дл., 425—575 мкм шир., ИЗИ 134—166, со слегка выступающей закругленной вершиной и слабо оттянутым, иногда зубчатым основанием. Партекальцины выпуклые и тогда с орнаментом, реже плоские или вогнутые, ребристые, линия шва всегда волнистая, с 10—13 витками, 63—75 мкм шир. у экватора. К центру вершины гиругонита партекальцины сильно расширяются до 150 мкм и, смыкаясь своими концами в одной точке, часто выдаются в виде небольшого округлого бугорка. У основания гиругонита партекальцины утолщаются и, заканчиваясь короткими зубчиками, окаймляют пятиугольное отверстие 75—83 мкм в диам. Ооспоры узко- и широкоэллипсоидные, темно-бурые, почти черные, 625—675 мкм дл., 350—475 мкм шир.; наружная оболочка в проходящем свете бурая и темно-бурая.

Т и п. СССР: РСФСР, Вост. Сибирь, р. Иркинеева, верхний плейстоцен, 1968, С. А. Лаухин; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград) под № 272₍₃₎.

М а т е р и а л. В коллекции имеется один образец с 30 гиругонитами. Гиругониты хорошей сохранности и имеют различную степень обызвествления, что и позволило наблюдать переходы от слабо обызвествленных гиругонитов к хорошо обызвествленным. Большая часть гиругонитов орнаментирована бугорками или сосочками, которые распределяются по всей поверхности беспорядочно или отдельными участками. На отдельных экземплярах в местах стыков партекальцин — швах — хорошо видны темные полосы органической оболочки. Слабо обызвествленные экземпляры с плоскими или вогнутыми партекальцинами, не орнаментированные и с незначительной волнистой ребристостью. Органические оболочки ооспор хорошо сохранились.

Р о д с т в о. Новая форма от типовой отличается наличием орнаментации на партекальцинах, меньшими размерами гиругонитов, большим числом витков спиралей и меньшей их шириной. От ранее описанной формы этого же вида *f. objensis* (Красавина, 1971) отличается строением вершины, меньшей шириной партекальцин и наличием орнаментации. Орнаментация известковых оболочек наблюдалась нами и у современных видов, например у *Chara aspera* Willd. и *Ch. fragilis* Desv. Сравнение новой формы с выше перечисленными видами не обнаружило между ними большого сходства, за исключением общей тенденции к орнаментации. Причина возникновения таких образований на поверхности партекальцин пока неизвестна.

Размерные характеристики гиругонитов приведены в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4
Размерные характеристики гиругонитов
Chara palaeofragilis f. ornata

№ п. п.	Гиругониты, мкм		ИЗИ	Партекальцины	
	длина	ширина		количество	ширина, мкм
1	700	525	133	11	63
2	800	500	160	11	75
3	750	480	156	10	75
4	700	450	154	12	75
5	750	450	166	12	75
6	650	475	136	12	63
7	725	500	145	13	75
8	625	425	147	11	65
9	800	575	139	13	75
10	775	575	134	12	75
Среднее . .	728	496	147	12	72

ЛИТЕРАТУРА

К р а с а в и н а Л. К. (1970). *Charophyta* из четвертичных отложений юга Западно-Сибирской низменности. I. Нов. сист. низш. раст., 7. — К р а с а в и н а Л. К. (1971). *Charophyta* из четвертичных отложений юга Западно-Сибирской низменности. II. Нов. сист. низш. раст., 8. — К р а с а в и н а Л. К. (1974). *Charophyta* из четвертичных отложений Башкирии. Нов. сист. низш. раст., 11. — Л а у х и н С. А., З. К. М и л ь н и к о в а, А. Л. Ч е п а л ы г а, О. Н. Г р а ч е в а, И. В. С м и р н о в. (1971). Находка унионид в верхнечетвертичных межледниковых отложениях Сибирской платформы. ДАН СССР, 196, 1. — D a i l y F. K. (1967). *Lamprothamnium* in America. J. Phycol., 3, 4. — G r a m b a s t L., Ph. P a u l. (1975). Observations nouvelles sur la flore de charophytes du stampien du bassin de Paris. Bull. Soc. géol. France, 7, 7. — H o r n a f R a n t z i e n H. (1959a). Morphological types and organ-genera of tertiary Charophyte fructifications. Acta univ. Stockholm. contr. geology, 4. — H o r n a f R a n t z i e n H. (1959b). Recent Charophyte fructifications and their relations to fossil Charophyte gyrogonites. Arkiv. Bot., 4, 7. — M i g u l a W. (1897). Die Characeen.

А. В. Домбровская

О ВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЯХ ЛИШАЙНИКОВ РОДА *LASALLIA* MÉRAT EMEND. LLANO (*UMBILICARIACEAE*)

A. V. D O M B R O V S K A Y A. ON THE SPECIES DIFFERENCES OF THE LICHEN GENUS
LASALLIA MÉRAT EMEND. LLANO (*UMBILICARIACEAE*)

При разграничении видов рода *Lasallia* используется ряд систематических признаков, которые, как и у многих других лишайников, не выражены у всех исследованных образцов, причем чем больше образцов, тем больше отклонений. Этими важными систематическими признаками являются: 1) строение изидий или чешуек, 2) характер нижней поверхности слоевища (цвет, структура), 3) толщина слоевища и нижнего корового слоя, 4) строение и расположение пустул. Только строение и развитие изидий и чешуек являются более или менее постоянными признаками, приуроченными к определенным таксонам, прочие могут быть выражены в той или иной степени у разных видов. Совокупность этих распычатых признаков и создает облик большинства видов, причем по различным признакам существуют постепенные переходы и намечаются самостоятельные группы: так, по форме и развитию изидий и чешуек близки одни виды, по строению и характеру нижней поверхности — другие, по расположению пустул — третьи. Эти группы, очевидно, отражают только внешнее сходство и, по-видимому, связаны с определенными экологическими условиями. Они не могут иметь таксономического значения, и поэтому подразделение рода на секции у Ллано (Llano, 1950) мы считаем искусственным. Вместе с тем на том же основании мы считаем преждевременным объединение видов, несмотря на некоторую распычатость их границ.

Для разграничения видов *Lasallia* Mérat emend. Llano (*Umbilicaria* (Hoffm.) Schol.) обычно рассматривают следующие основные морфологические и анатомические признаки: толщина слоевища (в микронах), наличие и характер изидий и чешуек, расположение и форма пустул, структура верхней и нижней поверхности, цвет нижней поверхности, степень развития нижнего корового слоя, обилие апотециев, величина теция, гипотеция, сумок, спор, строение пикнидиев и др. В химическом отношении, согласно Ллано (1950), виды этого рода не различаются.

Обычно наиболее важными считаются признаки, связанные со строением апотециев и величиной спор. Однако, согласно исследованиям Фрея (Freu, 1949) и некоторым нашим наблюдениям, у ласаллий «апотециальные признаки варьируют сильнее, чем слоевищные, и прежде всего сильнее, чем образование изидий» (с. 439). Форму и образование изидий мы также считаем главным признаком при разграничении видов ласаллий. Что касается спор, то их строение и форма не постоянны в пределах всего сем. *Umbilicariaceae* (Freu, 1949), однако их величина до некоторой степени может быть использована при разграничении видов.

В процессе исследования нами были выявлены 186 физиономических особенностей (из которых складывается облик видов), однако не все они имеют одинаковую систематическую ценность. Имеется ряд довольно ярких черт (как, например, цвет и структура пустулярных ямок на нижней поверхности слоевища), сразу обращающих на себя внимание, но не представляющих никакой ценности из-за своей беспорядочной изменчивости в пределах каждого вида и даже образца. Некоторые признаки здесь нами не рассматриваются по причине неполноты сборов или наблюдений —

например гоμφ часто бывает обломан. К цветовым оттенкам также приходится подходить осторожно из-за разновозрастности гербарного материала (имеются образцы более чем вековой давности). Наличие сложных апотециев, толщина и папиллозность края апотециев и другие признаки, зависящие в основном от возраста апотециев, нами также не принимаются во внимание. Здесь мы остановимся на основных признаках, используемых обычно для разграничения видов этого рода: 1) наличие изидий или чешуек; 2) характер нижней поверхности слоевища (цвет, структура); 3) толщина слоевища и нижнего корового слоя; 4) строение и расположение пустул.

При изучении видовых особенностей ласаллий исследовались гербарные образцы пяти видов этого рода: *L. pustulata* (L.) Mérat — 35 образцов, *L. pensylvanica* (Hoffm.) Llano — 22 образца, *L. rossica* Dombr.¹ — 20 образцов, *L. pertusa* (Rassad.) Llano — 3 образца, *L. papulosa* (Ach.) Llano² — 7 образцов; из них 85 образцов из гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и 2 образца из Полярно-альпийского ботанического сада (ПАБС). В каждом образце обычно содержалось несколько слоевищ; если материал был неоднородным, его делили на несколько частей и каждую описывали отдельно. Результаты наблюдений в виде описаний были нанесены на 87 перфокарт. Недостатком этого материала является почти полное отсутствие в этикетках экологических сведений, да и географических данных часто недостаточно. Таким образом, на основе этого материала нельзя выявить связь отдельных признаков с экологическими условиями, следствием которых они, по-видимому, часто являются.

Изидии и чешуйки

У встречающихся в СССР ласаллий на верхней поверхности слоевища всегда присутствуют или изидии, или изидиевидные образования (мелкие, разрезные по краям чешуйки или дольки). И те и другие приурочены обычно к краям слоевища или к его трещинам и разрывам, иногда встречаются на верхушках пустул, реже на свободной поверхности. Часто они образуют густые «дерновинки» или собраны в группы в виде «кустиков», иногда одиночные.

Изидии или изидиозные выросты у ласаллий бывают 4 типов.

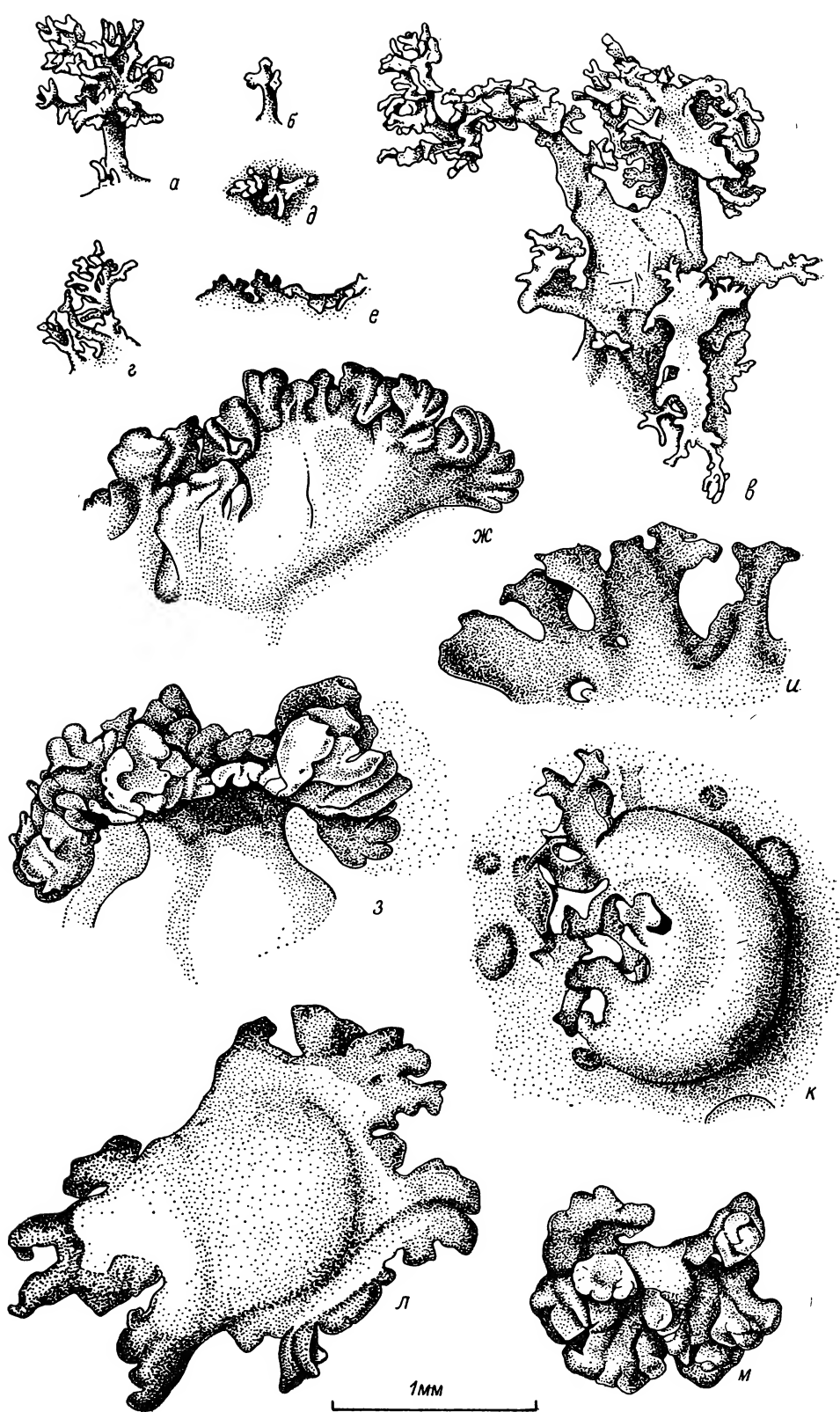
I тип свойствен *L. pustulata*. Это черные или почти черные ветвящиеся изидии, имеющие вид более или менее широкой или узкой вытянутой чешуйки, снабженной по краям коралловидными или зернышковидными (сильно укороченными) выростами. Иногда «тело» чешуйки не развито и изидии как бы состоят из одних выростов. Эти изидии бывают коралловидно-древовидные (рис. 1, а, б) с узким основным стволиком и с коралловидными, иногда густыми длинными, перепутанными боковыми отростками — у 60% образцов; коралловидно-чешуйчатые (рис. 1, в) с широкой основной чешуйкой («телом»), на которой сидят боковые, коралловидные отростки, — у 66% образцов; зернышковидно-чешуйчатые с зернышковидными отростками по краям — у 11% образцов; мелкие, коралловидные, зернышковидно-коралловидные, булавовидные — по-видимому, молодые изидии (рис. 1, г—е) — у 43% образцов. Изидии такого типа постоянны

¹ *Lasallia rossica* Dombr. sp. nov. Pustulae convexae, distincte delineatae, rarius diffusae; facies inferior levis vel papillosa, pallida vel atrata. Stratum corticale inferius tenue, 45 mkm tenuius. Typus: RSSA Burjatiae, jugum Mujense australe, 1965, V. M. Burkova, in herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

² Американский вид, рассматривается нами потому, что часть образцов *L. rossica* в гербарии БИНа были определены как *L. papulosa*.

Рис. 1. Изидии и чешуйки у видов рода *Lasallia*.

а, б — коралловидно-древовидные изидии у *L. pustulata* (б — начало развития); в — коралловидно-чешуйчатый изидий у *L. pustulata*; г—е — мелкие изидии у *L. pustulata* (г — коралловидные изидии по краю пустул, в — начало образования изидий, е — край слоевища с изидиями); ж, з — чешуйки у *L. pensylvanica* по краям разрывов пустул; и, к — чешуйки по краю слоевища и по краям разрыва пустул у *L. pustulata*; л, м — чешуйки в виде слоевища у *L. rossica*.



у *L. pustulata*, отмечены у 97% образцов; у других видов они отсутствуют. Наличие этого признака свидетельствует о бесспорной принадлежности образца к *L. pustulata*.

II тип характерен для *L. pensylvanica* и некоторых других видов. Это обычно черные, от сильно до слабо разрезных, часто утолщенные по краям чешуйки (рис. 1, ж, з). Качественной разницы между изидиями I типа и чешуйками, по-видимому, не существует, так как и те и другие, согласно Ллано (1950), выполняют главным образом ассимиляционную функцию. Этот признак прослежен у 50 образцов, относящихся к *L. pensylvanica*, *L. rossica* и *L. papulosa*. Чешуйки бывают иногда слабо разрезными (отмечено у 8% образцов), глубоко разрезными (16%), толстоватыми по краю (40%) или, наоборот, тонкими (10%); изредка чешуйки очень мелкие (22%). Так же, как и изидии I типа, но значительно реже, чешуйки образуют довольно густые «дерновинки» (2% против 40 в I типе) или компактные группы (16% против 46). Чаще же количество их невелико (22% — незначительное развитие, 42% — чешуйки одиночные), иногда они вообще отсутствуют (это отмечено на некоторых слоевищах у 16% образцов).

Есть некоторая зависимость формы чешуек и степени их развития от видовой принадлежности. Так, образование «дерновинок» и их групповое расположение было замечено в основном у *L. rossica* (25% образцов) и у евразийских экземпляров *L. pensylvanica* (33%). Полное отсутствие чешуек отмечено у обоих исследованных нами гренландских образцов *L. pensylvanica*. Толстоватые по краю чешуйки встречаются у *L. pensylvanica* чаще, чем у *L. rossica* (60% против 35), глубоко и сильно разрезные — у *L. rossica* (30% против 5 у *L. pensylvanica*). Чешуйки этого типа присущи также *L. papulosa* (у 6 из 7 образцов). Однако, как видно из приведенных данных, эти особенности — слишком общие и могут встречаться у разных видов, поэтому их никак нельзя использовать в качестве признаков для разграничения видов.

Описывая этот тип чешуек, нельзя не остановиться на интересном образце *L. pustulata* из Астурии (Испания). О том, что это действительно *L. pustulata*, а не средиземноморский вид *L. brigantium* (Zsch.) Llano, свидетельствует серо-коричневая (а не углисто-черная), гладкая (а не мелкобугорчато-бородавчатая) нижняя поверхность слоевища. У этого интересного образца отсутствуют типичные для данного вида изидии I типа, но по краям слоевища и разрывам пустул имеются чешуйки, весьма напоминающие чешуйки *L. pensylvanica* (рис. 1, и, к).

III тип — очень мелкие, округлые, зернышковидные изидии (0.025—0.125 мм в диам.). Они развиваются на спинной, часто прорывающейся насквозь стороне пустул. На основе этого признака К. А. Рассадина (1929) выделила своеобразный по внешнему облику вид *Umbilicaria pertusa* Rassad. (*Lasallia pertusa* (Rassad.) Llano). У *L. pertusa* зернышковидные изидии по краям слоевища порой разрастаются, превращаясь в блешки до 0.5 мм в диам.

Этот признак свойствен не только *L. pertusa*. Описанная нами разновидность *L. rossica* var. *pertusoides*³ имеет в основном такие же изидии, только располагающиеся иногда на длинных слабоветвящихся палочковидных выростах, иногда распадающиеся в соредии. Если у *L. pertusa* изидии склонны к уплощению, то здесь они шаровидные, хотя можно видеть и уплощенные дольки. У формы *L. pustulata*, известной под названием *Umbilicaria pustulata* f. *fenestrata* Nav., среди очень мелких коралловидных или древовидно-коралловидных изидий, располагающихся по разрывам на спинной стороне пустул (как и у *L. pertusa*), можно видеть также очень мелкие зернышковидные изидии, что еще больше усугубляет сходство между этими таксонами. Такие мелкие зернышковидные образования

³ *Lasallia rossica* var. *pertusoides* Domb. var. nov. In facie pustularum dorsali, interdum erupta isidia minutissima grumosa, interdum in soredia dilabentia adsunt. Facies superior et inferior griseae, ad centrum brunneo-lo-griseae. Typus: districtus nationalis Czukotensis, systema fl. Belaja, in depositionibus jurassicis, 1929, V. B. Soczava, in herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

отмечены нами также у 43% образцов *L. pustulata*, где они встречаются вместе с изидиями I типа. По-видимому, мелкие зернышковидные изидии являются просто начальной стадией в развитии как коралловидных (I тип), так и бляшковидных (IV тип) изидий, хотя иногда они недоразвиваются (как у *L. pertusa*).

IV тип характерен для *L. papulosa*. На верхней поверхности слоевища развиваются чешуйки в виде бляшек, округлых лопастинок или маленьких ласаллий. Этот тип отмечен нами у 5 из 7 образцов *L. papulosa*. Однако такие же, хотя и не столь правильные, как у *L. papulosa*, чешуйки были обнаружены нами на образце *L. rossica* из Якутии (Томпонский район, Верхоянские горы, верхнее течение р. Чукомнан, приречные скалы, 1956, В. Иванова — рис. 1, л, м). Бляшковидные изидии, встречающиеся иногда по краям слоевища *L. pertusa*, также очень близки к изидиям IV типа.

Из вышеизложенного видно, что по строению изидий и чешуек рассматриваемые виды *Lasallia* делятся на две основные группы: 1) *L. pustulata* — с кустовидными, крупными, коралловидными по краям изидиями; 2) *L. pensylvanica*, *L. rossica*, *L. papulosa*, для которых характерны чешуйки. Несколько особняком стоит *L. pertusa*, имеющая мелкие, развивающиеся на пустулах изидии; однако к ней, как уже отмечалось, примыкает *L. rossica* var. *pertusoides*.

Цвет и структура нижней поверхности слоевища

По цвету нижней поверхности слоевища Ллано (1950) выделяет две секции в роде *Lasallia*: секцию *Pallidae* Ллано, имеющую окраску нижней поверхности от бледной до темной, реже черной, и секцию *Obscurae* Ллано с черной нижней поверхностью. По нашим наблюдениям, цвет поверхности зависит от толщины корового слоя и развития бугорков на нем. Чем толще коровой слой и чем крупнее покрывающие его бугорки, тем темнее нижняя поверхность. Очень черная поверхность обычно грубо папиллозная. Однако мы считаем, что секцию нельзя выделять на основании одного признака — в данном случае характера нижней поверхности. Секции должны объединять близкородственные виды; на основе же принципов Ллано *L. pensylvanica*, с одной стороны, и *L. rossica* и *L. papulosa*, с другой, попадают в разные секции, что мы считаем неправильным. Все эти виды объединяют общность строения изидиозных чешуек (II тип), строение и расположение пустул, общий облик слоевищ и некоторые другие признаки. Следует также учесть, что структура и цвет нижней поверхности не постоянны.

Цвет слоевища.⁴ Как правило, нижняя поверхность слоевища от края к центру обычно становится темнее и у самого гомфа часто бывает черноватой вследствие утолщения корового слоя. По цвету нижней поверхности нами выделены следующие группы: 1) светлая — различные оттенки светло-коричневого цвета; 2) темноватая — коричневая и серовато-коричневая до серой; 3) темная — различные коричневые и серые оттенки до черноватых; 4) черная, иногда с коричневым оттенком. Выделены также более мелкие градации, на которых мы здесь останавливаться не будем. Кроме того, отмечено наличие или отсутствие красноватого (шоколадного, цвета какао) оттенка, который у ласаллий, согласно Ллано (1950), появляется при произрастании на кислых породах и систематического значения не имеет.

Из табл. 1 видно, что ни одному виду за исключением *L. pensylvanica* не присуща какая-либо только одна цветовая группа. Можно только отметить некоторые особенности, свойственные определенным видам, но не следует придавать им абсолютного значения. Так, нижняя поверхность

⁴ Здесь, как и ниже при описании структуры нижней поверхности и характера расположения пустул, мы ни в коей мере не ставим себе задачи дать какую-либо классификацию, а только приводим использованные нами при описании образцов характеристики.

ТАБЛИЦА 1

Окраска нижней поверхности слоевища у пяти видов рода *Lasallia*

Группа окраски	<i>L. pensylvanica</i> (20) *		<i>L. rossica</i> (20)		<i>L. pertusa</i> ** (3)		<i>L. papulosa</i> (7)		<i>L. pustulata</i> (35)	
	число образцов с наличием признака ***									
	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%
Светлая	—	—	2	10	3	100	4	57	3	9
Темноватая	—	—	5	25	1	33	1	14	23	66
Темная	1	5	12	60	—	—	3	43	8	23
Черная	20	100	6	30	—	—	—	—	1	3

* В скобках — число исследованных образцов (без двух нетипичных японских образцов).

** Несмотря на незначительное количество образцов, помещаем в таблицу этот вид из-за чрезвычайной однородности материала.

*** В каждой графе сумма всех образцов с наличием признака превышает число исследованных образцов, а сумма процентов превышает 100. Это объясняется тем, что в одном образце обычно находятся слоевища разных оттенков, часто попадающие в разные, хотя и близкие группы. То же нужно сказать и о структуре слоевища.

L. pensylvanica в основном черная. У *L. rossica* она темная, хотя бывает и светлой, а иногда черной. У *L. papulosa* нижняя поверхность не бывает черной, но встречается темная. У *L. pertusa* она светлая (за счет налета). Нижняя поверхность *L. pustulata* очень редко черная, но приблизительно у четверти образцов очень темная.

Структура нижней поверхности слоевища в роде *Lasallia* варьирует от гладкой до грубопапиллозной в зависимости от развития бугорков нижнего корового слоя. Так же как цвет нижней поверхности редко бывает ровным, а чаще темнеет к центру, так и структура ее редко бывает всюду однородной — по краям пустулярных ямок она обычно более грубая, с более крупными бугорками, а по выпуклым участкам, по «жилкам», в краевой зоне или в центре — более гладкая. Например, на одном слоевище она может изменяться от тонко- до грубошагреневидно-зернистой (только у *L. pensylvanica* она обычно однородная). В табл. 2 представлены типы структуры нижней поверхности слоевища у разных видов ласаллий.

ТАБЛИЦА 2

Структура нижней поверхности слоевища у пяти видов рода *Lasallia*

Группы структуры нижней поверхности	<i>L. pensylvanica</i> (20)		<i>L. rossica</i> (20)		<i>L. pertusa</i> (3)		<i>L. papulosa</i> (7)		<i>L. pustulata</i> (35)	
	число образцов с наличием признака									
	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%
Гладкая или почти гладкая	1	5	6	30	1	33	6	86	11	31
Тонко- или очень тонкошагреневидно-зернистая	2	10	9	45	3	100	4	57	6	17
Такая же, но только местами	—	—	1	5	—	—	3	43	5	14
Шагреневидно-зернистая	1	5	11	55	—	—	—	—	16	46
Грубошагреневидно-зернистая	2	10	3	15	—	—	—	—	10	29
Мелкопапиллозная и папиллозная	17	85	9	45	3	100	—	—	1	3
Длинно- и густопапиллозная, кое-где с палочковидными и булавовидными выростами, особенно крупными по краям пустулярных ямок	9	45	3	15	—	—	—	—	—	—
Грубопапиллозная	5	25	—	—	—	—	—	—	—	—

Выделено 8 основных групп. Так как эти признаки не исключают друг друга, число случаев проявления признака у каждого вида больше, чем число исследованных образцов, а их общий процент превышает 100.

Из табл. 2 видно, что хотя структура изменчива даже в пределах одного вида, все же может быть выявлена некоторая закономерность. Характер структуры меняется у разных видов от папиллозной и грубо-папиллозной у *L. pensylvanica* (рис. 2, а, б), через мелкопапиллозную и шагреневидно-зернистую у *L. rossica* и еще более тонкую у *L. pustulata* (рис. 2, в, г) до очень тонко зернистой или почти гладкой у *L. papulosa*. Однако и среди образцов *L. pustulata* можно встретить слоевища с папиллозной нижней поверхностью, а среди *L. pensylvanica* — с почти гладкой. Таким образом, этот ряд, хотя и повторяет в основном цветовой, не отчетлив в своих границах и также не имеет абсолютного таксономического значения.

В статье, посвященной описанию нового вида *L. rossica* (Домбровская, 1978), нами приводятся данные по толщине слоевища, нижнего корового слоя и величине бугорков, согласующиеся в основном с данными по цвету и структуре нижней поверхности. Самым толстым слоевищем с самым толстым нижним коровым слоем и наиболее крупными бугорками обладают *L. pensylvanica* и *L. pertusa*, наиболее тонкими — *L. pustulata* и *L. papulosa*. Однако крайние величины указанных видов очень сильно заходят друг за друга и здесь (как и в других случаях) имеется только некоторая тенденция к определенной закономерности.

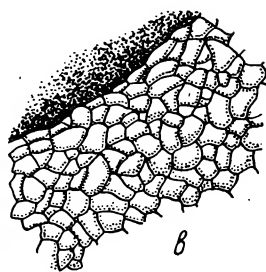
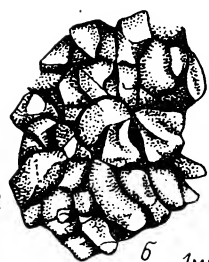
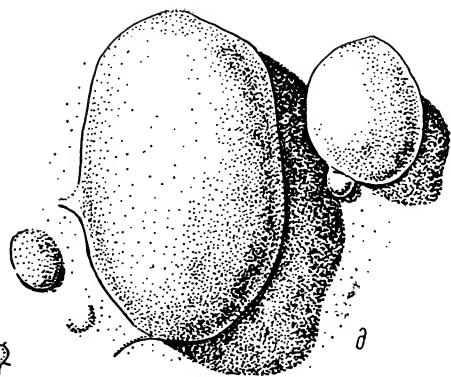
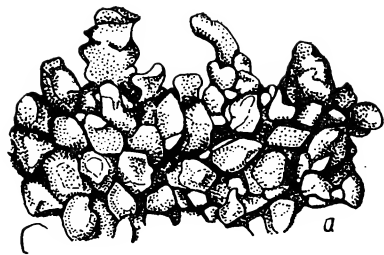
Исходя из данных о структуре и цвете нижней поверхности, о толщине слоевища, корового слоя и о величине бугорков — признаков (как было показано), связанных друг с другом, род *Lasallia* можно разделить на две не очень отчетливые группы, не имеющие таксономического значения: 1) *L. pensylvanica* и *L. pertusa* — с более грубой и черной нижней поверхностью и толстым слоевищем и корой и 2) *L. pustulata* и *L. papulosa* (последняя занимает крайнюю позицию) — с более гладкой и светлой нижней поверхностью, более тонким слоевищем и нижней корой. *L. rossica* бесспорно стоит ближе к первой группе.

Пустулы

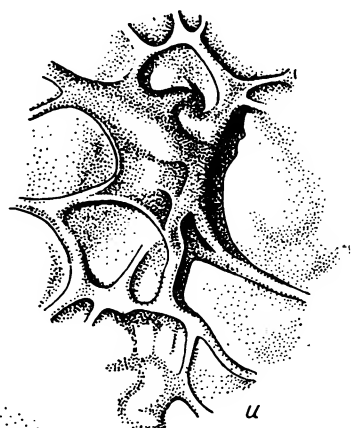
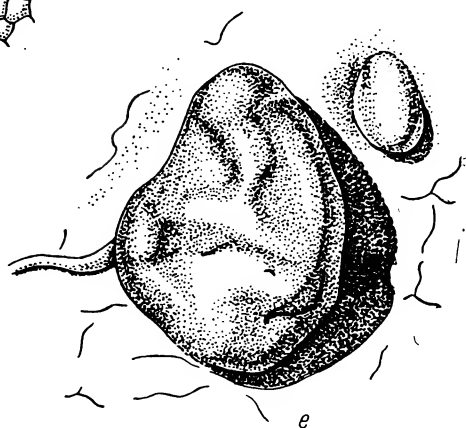
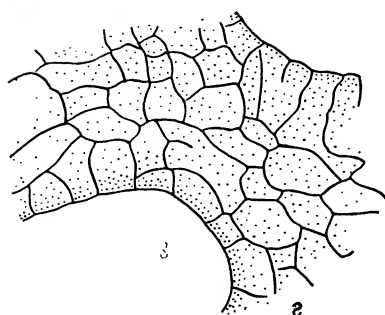
Для рода *Lasallia* характерно образование на верхней поверхности слоевища своеобразных вздутий — пустул, которым на нижней поверхности соответствуют углубления — пустулярные ямки. Пустулы бывают «простые», с более или менее ровной поверхностью, имеющие вид правильного округлого или чаще овального вздутия (рис. 2, д) и «сложные» — как бы состоящие из нескольких неясных бугорков или из нескольких слившихся маленьких пустул (рис. 2, ж, з). Поверхность простых пустул обычно ровная, но иногда на спинной стороне имеются вмятинки, вдавленности или разрывы, реже пустула сильно мятая (рис. 2, е) или имеет неправильную форму. Простые пустулы обычно сильно выпуклые и четко отграниченные, реже расплывчатые, мелкие или крупные, иногда достигают 10—15 мм длины.

Сложные пустулы от довольно неясно бугорчатых до плотногроздевидных, иногда как бы скученные, или крупноморщинистые; порой боковые стороны их несколько спадаются, и если к пустуле подходят по сторонам тонкие выпуклые шнуровидные складки, она принимает форму узелка (рис. 2, и). Сложные пустулы, так же как и простые, бывают сильновыпуклыми и хорошо очерченными, но часто они слабовыпуклые, нечеткие в очертании и имеют вид расплывчатых, неясных бугорков. Они обычно мельче, чем простые пустулы, но достигают иногда 5—7 мм длины.

Пустулы, особенно простые, часто образуют четкие или нечеткие радиальные ряды и как бы стянуты к центральной, обычно выпуклой и лишенной пустул, несколько утолщенной (над гомфом) части слоевища

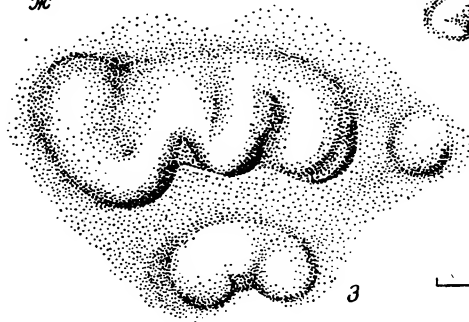


1mm



ж

u



1mm

з

(рис. 3). Иногда пустулы, чаще сложные, рассеянные, не образуют радиальных рядов и как бы несколько отодвинуты от центра в среднюю и краевую зоны. Величина пустул обычно увеличивается к центру, хотя (особенно в последнем случае) это не очень заметно.

ТАБЛИЦА 3

Характер пустул у пяти видов рода *Lasallia*

Форма и расположение пустул	<i>L. pensylvanica</i> (19)		<i>L. rossica</i> (19)		<i>L. pertusa</i> (3)		<i>L. papulosa</i> (7)		<i>L. pustulata</i> (17)	
	число образцов с наличием признака									
	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%
Простые, без вмятин	10	53	16	84	3	100	6	86	11	65
Простые, с вмятинками	—	—	4	21	—	—	—	—	5	30
Сложные, без морщин	16	84	18	95	3	100	5	71	1	6
Сложные крупноморщинистые или в форме узелков	—	—	3	16	—	—	—	—	—	—
Четко очерченные	8	42	18	95	3	100	5	71	15	88
Расплывчатые	13	68	2	10	—	—	5	71	4	24
Прорванные	1	5	2	10	3	100	1	14	8	47
В ясных радиальных рядах, стянутые к центру	—	—	—	—	3	100	—	—	12	71
Ряды неясные	2	10	4	21	—	—	2	29	15	88
Пустулы рассеянные	14	74	11	58	—	—	5	71	8	47
Пустулы многочисленные или нормально развитые	16	84	16	84	3	100	7	100	16	94
Пустулы малочисленные, почти отсутствуют	4	21	4	21	—	—	—	—	1	6

Из табл. 3 видно, что определенность по этой группе признаков свойственна только *L. pustulata*, однако и у остальных видов можно подметить некоторую закономерность. У *L. pustulata* преобладают образцы с простыми пустулами, у *L. pensylvanica* — со сложными, причем у этого вида часто встречаются экземпляры с обоими типами пустул. У *L. rossica*, *L. pertusa* и *L. papulosa* оба типа пустул распространены примерно одинаково. Для *L. rossica*, *L. pertusa* и *L. pustulata* характерны в основном четко очерченные пустулы, для *L. pensylvanica* — расплывчатые. У *L. pensylvanica* реже, чем у других видов, встречаются прорванные пустулы. Стянутость пустул в ряды преобладает у *L. pustulata* и *L. pertusa*, неотчетливые ряды — у *L. papulosa* и *L. rossica*, у *L. pensylvanica* они не выражены. У большинства видов пустулы развиты хорошо, но у *L. pensylvanica* и *L. rossica* иногда они чрезвычайно малочисленны.

Из вышесказанного можно заключить, что крайними формами, наиболее далекими друг от друга по внешнему виду и расположению пустул, являются *L. pensylvanica* (для которой характерны сложные, расплывчатые; рассеянные пустулы) и *L. pustulata* (с простыми, стянутыми к центру, расположенными в радиальных рядах, хорошо очерченными пустулами). По строению пустул к *L. pustulata* ближе стоит *L. pertusa*, которая по характеру нижней поверхности, казалось бы, должна быть ближе к *L. pensylvanica*; *L. papulosa* и *L. rossica* по строению пустул занимают промежуточное положение.

Подводя итог вышеизложенному, мы должны признать, что только строение изидий и чешуек (и то с известными оговорками) является более или менее определенным видовым признаком в роде *Lasallia*, прочие относительны.

Рис. 2. Структура нижней поверхности слоевища (а—г) и характер пустул (д—и) у видов рода *Lasallia*.

а, б — грубопапиллозная структура у *L. pensylvanica*; в — шагреневидно-зернистая, г — гладкая с тонкими трещинками структура у *L. pustulata*; д — простые пустулы у *L. pustulata*; е — мятая простая пустула у *L. rossica*; ж, з — сложные пустулы у *L. pensylvanica*; и — сложная пустула в виде узелка у *L. rossica*.

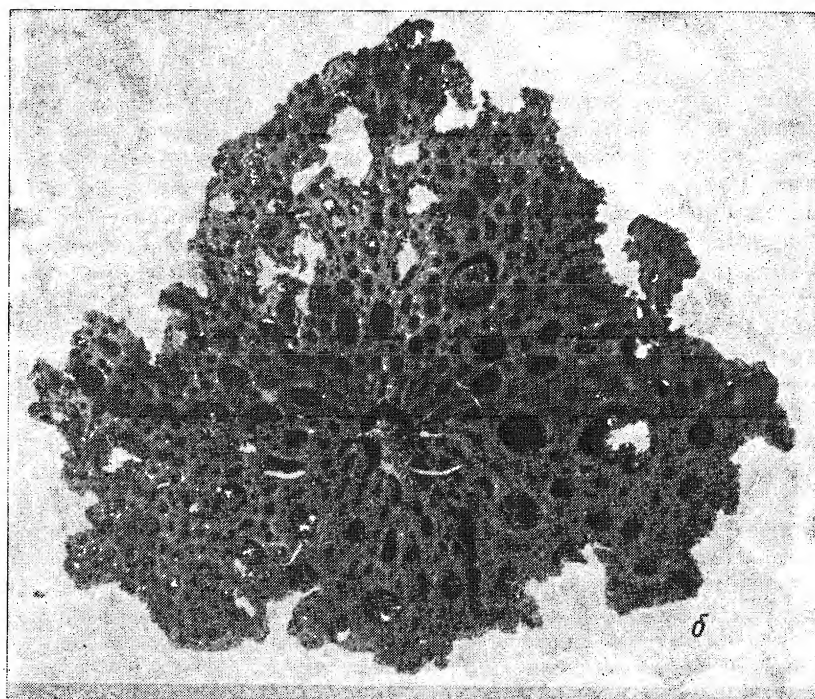
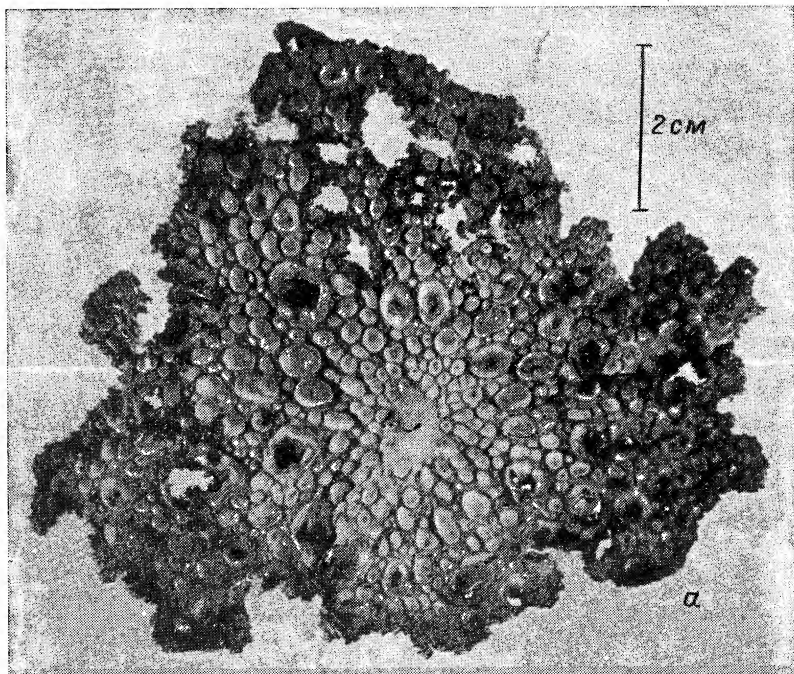


Рис. 3. Пустулы и пустулярные ямки, стянутые к центру в радиальных рядах у *L. pustulata*.

а — верхняя поверхность слоевища, б — нижняя поверхность.

Секция, по нашему мнению, должна включать близкородственные виды и основываться на совокупности признаков. Отдельный признак, а тем более такой относительный, как цвет нижней поверхности, нельзя считать достаточным для выделения секции. Различные же признаки слоевища в роде *Lasallia* проявляются по-разному и обнаруживают раз-

ные связи. По строению изидий можно выделить три основные группы: 1) *L. pustulata*; 2) *L. pensylvanica*, *L. rossica*, *L. papulosa*; 3) *L. pertusa*. Вид *L. pertusa* через *L. pustulata* f. *fenestrata* примыкает к *L. pustulata*, а через *L. rossica* var. *pertusoides* — к *L. rossica* и непосредственно — к *L. papulosa*. По строению нижнего корового слоя (цвет, структура, толщина, развитие бугорков) и толщине слоевища близкими являются *L. pustulata* и *L. papulosa*, с одной стороны, и *L. pensylvanica*, *L. rossica*, *L. pertusa* — с другой. По строению пустул и их расположению на слоевище близкими видами можно считать *L. pustulata* и *L. pertusa* (между ними также большое сходство в общем облике), а также *L. papulosa* и *L. rossica*; *L. pensylvanica* с ее в основном сложными и распылчатыми пустулами, хотя и примыкает к *L. papulosa* и *L. rossica*, все же несколько обособлена.

Из вышеизложенного следует, что все эти признаки пригодны для разграничения видов и разновидностей, но не могут служить для выделения секций.

Ниже приведен ключ для более наглядного сопоставления признаков видов рода *Lasallia*.

1. На верхней поверхности слоевища, особенно в его краевой зоне, развиваются обычно многочисленные, коралловидно-древовидные, коралловидно-чешуйчатые, зернышковидно-чешуйчатые или коралловидные, реже зернышковидные изидии. Пустулы обычно как бы стянуты к центру в более или менее ясных радиальных рядах, как правило, простые, иногда с вмятинками, реже прорванные. Нижняя поверхность чаще светлая, очень редко черная, от гладкой до шагреновидно-зернистой, очень редко папиллозная *L. pustulata* (L.) Mérat.
- Изидии, если и есть, то другого типа. Пустулы чаще рассеянные, реже в радиальных рядах. Нижняя поверхность от светлой до черной, от гладкой до грубопапиллозной 2
2. Пустулы на спинной стороне с мелкими до очень мелких, шаровидными или несколько уплощенными, часто сорециозными изидиями, прорванные насквозь или целые. Чешуйки и апотеции отсутствуют 3
- Пустулы, как правило, не прорванные. Изидии подобного типа отсутствуют. Чешуйки и апотеции обычно развиты 4
3. Слоевище с многочисленными, четко очерченными, стянутыми к центру, как у *L. pustulata*, сильно прорванными, особенно в краевой зоне, пустулами, что придает слоевищу ажурный вид *L. pertusa* (Rassad.) Llano
- Слоевище с немногочисленными, рассеянными, от четких до расплывчатых пустулами, лишь местами прорванными. Край истончающийся, иногда рваный, но не ажурный 5
4. Нижняя поверхность слоевища гладкая до тонкошагреновидно-зернистой, чаще светлая, чем темная, и не бывает черной. На верхней поверхности часто развиваются маленькие чешуйки в виде округлых лопастинок или миниатюрных взрослых растений, обычно разрезные по краю. Американский вид *L. papulosa* (Ach.) Llano
- Нижняя поверхность от гладкой до грубопапиллозной, редко светлая, чаще темная до черной. Маленькие лопастинок развиваются очень редко 5
5. Нижняя поверхность черная, папиллозная до грубопапиллозной, редко шагреновидно-зернистая, обычно по структуре и цвету однородная. Пустулы по большей части сложные, расплывчатые, реже четко очерченные *L. pensylvanica* (Hoffm.) Llano
- Нижняя поверхность от светлой до темной, редко черная, от гладкой до грубошагреновидно-зернистой, реже папиллозная, по структуре и

цвету часто неоднородна. Пустулы простые и сложные, по большей части четко очерченные, реже (маленькие) расплывчатые *L. rossica* Dombr.

ЛИТЕРАТУРА

Домбровская А. В. (1978). *Lasallia rossica* Dombr. — новый вид липайника из Советского Союза. Нов. сист. низш. раст., 15. — Рассадина К. А. (1929). Новый вид *Umbilicaria* из Сибири — *Umbilicaria pertusa* sp. n. ДАН СССР, 14А. — Frey F. (1949). Neue Beiträge zu einer Monographie des Genus *Umbilicaria* (Hoffm.) Nyl. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 59. — Llano G. A. (1950). A monograph of the Lichen family *Umbilicariaceae* in the Western Hemisphere.

Полярно-альпийский
ботанический сад,
Кировск.

Получено 1 IV 1976.

УДК 582.572.2 (571.63)

П. П. Гриценко

О НОМЕНКЛАТУРЕ И РАСПРОСТРАНЕНИИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ВИДА *SMILAX MAXIMOWICZII* KOIDZ. (*LILIACEAE*)

P. P. GRITSENKO. NOMENCLATURE AND DISTRIBUTION OF THE FAR-EASTERN SPECIES *SMILAX MAXIMOWICZII* KOIDZ. (*LILIACEAE*)

Для советского Дальнего Востока в ботанической литературе приводится один вид рода *Smilax* под названием *S. oldhamii* Miq. (Комаров, 1901; Комаров и Клобукова-Алисова, 1931; Кнорринг, 1935; Ворошилов, 1966). Первое упоминание о произрастании *Smilax* в Уссурийском крае приведено в работе Э. Л. Регеля (Regel, 1861) с кратким описанием. Регель отметил, что уссурийское растение мало отличается от полиморфного кавказского вида *S. excelsa* L. и назвал его *S. excelsa* β *ussuriensis*. Несколько позже Ф. Микель (Miquel, 1867) описал ряд новых близких видов — *S. oldhamii* по сборам Ольдгэма (Oldham) с Корейского архипелага, *S. nipponica*, *S. sieboldii*, *S. higoensis* — по сборам Кейске (Keiskei) из Японии.

К. И. Максимович (Maximowicz, 1871) полагал, что североамериканский вид *S. herbacea* L. растет в юго-восточной Азии и отсюда мигрировал в Америку. Представителей азиатской части вида он разделил на ряд внутривидовых таксонов, а растения, произрастающие в Приморском крае и идентичные им из Японии, назвал *S. herbacea* γ *oldhamii*. Японский вид *S. nipponica* он также понизил до ранга разновидности — *S. herbacea* β *nipponica*.

Среди гербарных образцов из Японии, определенных Максимовичем как *S. herbacea* β *nipponica*, имеются экземпляры со специфическими признаками *S. herbacea* γ *oldhamii*. Таким образом, по аутификам Максимовича можно заключить, что он не нашел четких отличительных признаков между разновидностями японских «*S. herbacea*».

А. Декандоль (De Candolle, 1878) назвал уссурийские растения *S. oldhamii* β *ussuriensis*, указав в качестве синонима *S. excelsa* var. *ussuriensis* Regel. Однако название *S. oldhamii* прочно утвердилось в отечественной литературе после публикации В. Л. Комаровым бинарной комбинации во «Флоре Маньчжурии» (1901).

Первым на ошибку Максимовича обратил внимание Коидзуми (Koidzumi, 1930). Растения под названием *S. herbacea* var. *oldhamii* Maxim. и часть растений под названием *S. herbacea* var. *nipponica* Maxim. он

описал в ранге вида — *S. maximowiczii*. При сравнении материала из Японии и Приморского края (наши сборы и гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (ЛЕ)) вид, описанный Койдзуми, оказался идентичным уссурийскому *Smilax*. Согласно ст. 60 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (1974), приморско-японские растения следует называть *S. maximowiczii* Koidz. Ниже приводится синонимия и цитируемая литература для этого вида.

Smilax maximowiczii Koidz. 1930, Fl. As. orient.: 10. — *S. excelsa* β *ussuriensis* Regel, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. ser. 7, 4: 150. — *S. oldhamii* auct. non Miq.: Ком. 1901, Тр. СПб. бот. сада, 20 (Фл. Маньчж. I): 486; Ком. и Алис. 1931, Опред. раст. Дальневост. края I: 385; Кнорринг, 1935, Фл. СССР, 4: 475; Kitag. 1939, Rep. Inst. Sci. Res. Manch. 3, App. 1: 142 (Lineam. Fl. Manch.); Ворошилов, 1966, Фл. советск. Дальн. Вост.: 127; он же, 1966, Опред. раст. Прим. и Приам.: 124. — *S. nipponica* auct. non Miq.: Kitag. 1939, l. c., p. p.; Makino, 1940, Illust. Fl. Nipp.: 725; То Бон Себ, 1957, Опред. раст. Кор. 2: 319. — *S. herbacea* var. *oldhamii* Maxim. 1871, Mel. Biol. Acad. Sci. Pétersb. 8: 413. — *S. herbacea* var. *nipponica* Maxim. 1871, l. c., 412, p. p.; Nakai, 1911, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo 31, 2: 238, p. p. — *S. higoensis* var. *ussuriensis* Kitag. 1940, Rep. Inst. Sci. Res. Manch. 4: 110, p. p.; — *S. higoensis* var. *maximowiczii* Kitag. 1940, l. c., 110, p. p. — *S. ovatorotunda* var. *ussuriensis* Hara, 1958, Journ. Jap. Bot. 33: 148. — *S. riparia* var. *ussuriensis* auct. non Hara et Koyama: Ohwi, 1965, Fl. Jap.: 310.

В ареале рода *Smilax* уссурийский вид дальше других заходит на север. Он встречается от юга Приморского края до устья реки Хор (примерно на 48° с. ш.) и отмечен здесь еще Маакком в 1859 г. (Regel, 1861). Ареал этой травянистой лианы охватывает советский Дальний Восток (юг Приморья и долина р. Уссури), Северо-Восточный Китай, северную и центральную части п-ова Корея и Японские о-ва.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Кнорринг О. Э. (1935). Флора СССР, IV. — Комаров В. Л. (1901). Флора Маньчжурии, I. Тр. СПб. бот. сада, 20. — Комаров В. Л., Е. Н. Клобукова-Алисова. (1931). Определитель растений Дальневосточного края, I. — Международный кодекс ботанической номенклатуры. (1974). — De Candolle A. (1878). *Smilacaceae*. In: A. et C. De Candolle. *Monographiae phanerogamarum, prodromii nunc continuation nunc revisio*, 1. — Koidzumi G. (1930). *Florae Symbolae Orientale Asiaticae*. — Maximowicz K. I. (1871). *Diagnoses breves plantarum novarum Japoniae et Mandshuriae*. Melang. Biol. Acad. Sci. Pétersb., 8. — Michel F. A. W. (1867). *Prolusio florae japonicae*. Ann. Mus. bot., Lugdino-Batavi, 3. — Regel E. L. (1861). *Tentamen Florae ussuriensis*. Mém. Acad. Sci. Pétersb., ser. 7, 4, 4.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 VIII 1976.

Е. В. Дорогостайская

К ПОЗНАНИЮ АНТРОПОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЧУКОТКИ¹

E. V. DOROGOSTAISKAYA. ON THE ANTHROPOPHILIC FLORA OF CHUKOTKA

Приводится список антропофильных растений, зарегистрированных автором в нескольких поселках Чукотки в 1970 г. с указанием их обилия. Дается краткая характеристика этих поселков с точки зрения возможностей произрастания в них рудеральных растений; в общих чертах описана их рудеральная растительность.

Эти сведения приводятся для Чукотки впервые.

В наши дни облик населенных пунктов Крайнего Севера, а с ним и характер антропогенных местообитаний меняются очень быстро, поэтому возникает задача каким-то образом зафиксировать ту фазу развития антропогенной растительности, которой мы являемся свидетелями (и вероятно, только мы будем ими). Произрастание тундровых апофитов в поселках старого типа (и на окраинах новых) дает нам возможность наблюдать такие черты экологии подобных видов, которые трудно будет выявить где-либо впоследствии. Поэтому мы сочли целесообразным обследовать несколько населенных пунктов Чукотки. Эта работа выполнена в плане общего ботанико-географического изучения Чукотской тундры, проводимого Лабораторией Крайнего Севера Ботанического института АН СССР. Обследование осуществлялось в составе экспедиции этой лаборатории летом 1970 г. Мы посетили населенные пункты Эгвекино́т, Заозерный, Комсомольский, Провидение, Дорожный, Урелики, Ткачен, Анадырь и Марково. Использованы также сборы антропофильных растений Т. Г. Дервиз-Соколовой (покинутый поселок недалеко от Эгвекино́та, 1964 г.), Н. А. Аврорина и Г. Н. Андреева (пос. Провидение, 1958 г.) и Б. А. Тихомирова и В. А. Гаврилюка (пос. Провидение, 1956).

По нашим многолетним наблюдениям, антропогенные местообитания в различных северных поселках значительно отличаются друг от друга и соответственно этому в каждом из них имеется своеобразный набор видов. Поэтому мы вкратце охарактеризуем все эти поселки, в особенности состояние в них растениеводства и скотоводства, поскольку последние играют большую роль в заносе южных сорняков на север. Для чукотского оленеводства характерна практика устройства больших загонov (краалей, или коралей) для сортировки и забоя оленей. Располагаясь в стороне от поселков и отличаясь своеобразной растительностью, они являются оригинальным антропогенным местообитанием; нами обследованы три таких краала.

Поселок Эгвекино́т. Поселок находится на берегу залива Креста недалеко от вершины бухты Эгвекино́т. Здесь горы почти вплотную подходят к воде, а поселок расположен на небольшом мысе в дельте ручья. Хотя климат Эгвекино́та много мягче морского арктического климата, заносными антропофилами поселок очень беден. Это можно объяснить малой мощностью почвы и почти не развитым земледелием. Единственной рентабельной культурой здесь является редис, очень редко сеют лук, салат, шпинат, укроп. Гряды формируют из почвы, привезенной из долины речки, ограждая их от развевания и часто поливая.

Эгвекино́т — поселок городского типа, с прямыми чистыми улицами, почти без растительности.

¹ Под антропофильной флорой, или точнее под антропофильным комплексом растений, мы понимаем все виды, на которые человек оказывает то или иное благоприятное воздействие, поэтому такие растения произрастают часто (или исключительно) в «антропогенных» (подвергшихся воздействию человека) местообитаниях. Эти растения подразделяются на две группы: апофиты — местные, аборигенные виды, которым явно благоприятствует деятельность человека, антропохоры — виды, не преднамеренно занесенные человеком из других областей. Подробно об этом написано в нашей книге о сорных растениях Крайнего Севера (Дорогостайская, 1971).

Убежищами апофитов здесь являются задворки ряда деревянных домиков у подножия горы (первоначальной застройки поселка). Почва сильно увлажнена стекающими с горы водами и загрязнена отбросами; растительность неравномерная, местами очень мощная и густая. Здесь произрастают характеризующиеся непостоянным обилием *Phippsia algida*, *Poa glauca*, *Festuca rubra*, *Carex nesophila*, *Equisetum arvense*, *Oxyria digyna*, *Rorippa palustris*, *Cerastium beerianum*, *Stellaria edwardsii*, *Cardamine hyperborea*, *Draba hirta*, *D. borealis*, *D. juvenilis*, *Saxifraga fulva*, *Tripleurospermum phaeocephalum* и *Androsace septentrionalis*.²

На откосах автомобильной дороги в Эгвекиноте и его окрестностях распространены специфические для рыхлого субстрата апофиты, образующие здесь более или менее обширные заросли: *Artemisia tilesii*, *Leymus villosissimus*, *L. interior*, *Poa glauca*, *Chamaenerion latifolium*, *Calamagrostis neglecta*, *Descurainia sophioides* и встречающиеся отдельными куртинами *Draba hirta*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga punctata* и другие виды этого рода. Здесь отмечены два заносных вида — *Erysimum cheiranthoides* и *Medicago sativa*.

В основной части Эгвекинота рудеральную растительность можно встретить лишь в неглубоких придорожных канавах и на свалках мусора. Наиболее характерны *Poa glauca*, *Draba hirta*, *Leymus* spp., *Arctagrostis latifolia*, *A. arundinacea*, *Calamagrostis holmii*, *Hierochloë alpina*, *Stellaria edwardsii*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Festuca brachyphylla*, *F. rubra*, *Polygonum viviparum*, встречены заносные виды — *Stellaria media*, *Chenopodium album*, очевидно, занесены также виды *Draba nemorosa* и *Ribes triste*.

Поселки Заозерный и Комсомольский. Речка Нырвакинтаам, впадающая в бухту Эгвекинт, в 5—6 км от ее устья запружена, и на берегу искусственного водоема расположен пос. Заозерный, а в 1 км от него — Комсомольский. Широкие и чистые улицы Заозерного с каменистым грунтом почти лишены растительности; только кое-где у домов виден невысокий и негустой дерн из злаков *Poa glauca*, *P. malacantha*, *Deschampsia sukatschewii*, *D. borealis*, *Hierochloë alpina*, *Trisetum spicatum*, *T. molle*, *Phippsia algida* с очень незначительной примесью разнотравья.

Пос. Комсомольский обслуживает подсобное хозяйство пос. Заозерного. Сам он мало отличается от Заозерного, но спускающаяся в долину речки огороженная территория подсобного хозяйства богата антропохорами. На ней имеется скотный двор с коровами, лошадьми и овцами, птичник, крольчатник и участок опытного растениеводства. Какие культуры там сеялись, нам не известно, но в 1970 г. там было, кроме сорняков, лишь несколько культивируемых кустарников и деревьев. На унавоженной почве скотного двора и на грядках мы зарегистрировали много антропофильных видов, из них 37 заносных.

Поселок Провидение. Этот поселок тянется по склону северо-западной экспозиции вдоль берега бухты Эмма и залива Провидения. У вершины бухты находится подсобное хозяйство Сельскохозяйственного управления (в основном свиноводческое), а на противоположном берегу ее — поселки Урелики и Дорожный, тоже с небольшими подсобными хозяйствами. Климат холодный и очень влажный, причем число дождливых дней особенно велико летом. В самом поселке нет огородничества, имеется только небольшая оранжерея с искусственным освещением. Горы здесь спускаются круто к морю, и поселок вытянут вдоль берега, располагаясь в виде трех ступеней (улиц), соединенных тропинками и лесенками.

На крутых, местами загрязненных склонах с рыхлой почвой обычны мощные заросли *Artemisia tilesii*, по большей части без генеративных побегов и с незначительной примесью высокотравья: *Arctagrostis latifolia*,

² Объем видов трактуется по «Арктической флоре СССР» (тт. I—III, V—VII — 1960, 1964, 1966, 1971, 1975) и по «Флоре СССР» с небольшими изменениями.

Leymus villosissimus, *Chamaenerion latifolium*, *Ch. angustifolium*, *Festuca vivipara* и др. На склонах каменистых или с более плотной почвой преобладают злаки — *Poa glauca*, *P. malacantha*, *P. pratensis*, *Arctagrostis arundinacea*, *Agrostis* sp., *Puccinellia sibirica*, *Trisetum spicatum*; в нижней же части поселка, где склоны менее круты и частично вытаптываются, растительность приурочена к краям луж, понижениям у тротуаров, канавкам; она негустая, низкорослая и весьма характерна. Из злаков преобладают *Phippsia algida*, *Poa annua*, *Puccinellia* sp., а из разнотравья небольшие «коврики» образуют *Sagina intermedia*, *Stellaria crassifolia*, *Stellaria arctica*, *C. groenlandica*, *Koenigia islandica* и заносные виды — *Stellaria media* и *Matricaria matricarioides*.

Список антропохоров пос. Провидение велик (43 вида), но подавляющее большинство их было собрано лишь на территории подсобного хозяйства либо (большая часть) в месте скопления заносных видов у дороги на южной окраине поселка.

Поселки Урелики и Дорожный. Пос. Урелики, расположенный на противоположном берегу бухты, мало похож на пос. Провидение. Он находится на наклонной террасе, круто обрывающейся к морю. Улицы широкие, дома одноэтажные. На улицах преобладают злаки, особенно такие, которые редки в пос. Провидение — *Poa pratensis* и *Deschampsia borealis*; менее обильны *Poa glauca*, *P. malacantha*, *Arctagrostis latifolia*, *Trisetum spicatum*. Берег моря значительно загрязнен, здесь на кучах мусора преобладают *Artemisia tilesii*, *Leymus villosissimus*, *Descurainia sophioides*, реже *Chamaenerion angustifolium*; в мокрых понижениях обычны и иногда обильны встречающиеся также в канавах поселка *Phippsia algida*, *Cochlearia* sp., *Stellaria crassifolia*, *Cerastium beerianum*, *Sagina intermedia* и *Koenigia islandica*.

Пос. Дорожный очень похож по составу антропофильных видов на пос. Урелики, однако он отличается тем, что в нижней части его на переувлажненном грунте и в канавах местами мощно разрастаются необильные в Уреликах влаголюбивые апофиты — *Ranunculus hyperboreus*, *Stellaria crassifolia*, *Koenigia islandica* и *Nardosmia frigida*.

Пологий склон, обращенный к югу, более благоприятен для растениеводства, чем территория пос. Провидение. Действительно, у домов здесь встречаются грядки лука и редиса; в 1939—1942 гг. Управление Главсевморпути проводило тут опыты по растениеводству в открытом и закрытом грунтах, но от них не осталось и следа. В связи с этим кажется странным то, что здесь очень редки обычные в пос. Провидение антропохоры — *Stellaria media* и *Matricaria matricarioides*. В обоих поселках имеются подсобные хозяйства, где разводят свиней и отчасти коров. По окраинам навозных куч изредка встречаются антропохоры, чаще апофиты, те же, что и на переувлажненных местах в поселках.

Поселок Ткачен (Новое Чаплино). Поселок расположен на плоской, каменистой, слегка приподнятой над морем террасе на северо-восточном берегу залива Ткачен. Возник он в начале 60-х годов с основанием здесь песцового зверосовхоза; для его обслуживания было переселено в новые деревянные дома около половины семей чукчей и эскимосов из старого поселка Чаплино. Под воздействием вытаптывания и загрязнения грунта здесь начинается формирование рудеральной (апофитной) растительности. Антропохоров нет. На улицах обычны *Phippsia algida*, *Poa glauca*, *Deschampsia borealis*, реже *Trisetum spicatum*, *Poa malacantha*, *Carex nesophila*, *Luzula arcuata* ssp. *unalaschkensis*, еще реже *Hierochloë alpina*, *Leymus villosissimus*, *Poa alpigena* var. *vivipara*, *Polygonum viviparum*, *Oxyria digyna*, *Cochlearia arctica*, *Artemisia arctica*, *A. tilesii*, *Koenigia islandica*, *Rhodiola atropurpurea*, *Taraxacum* sp.

Значительно больше отличается от окружающей тундры растительность стоящего в стороне от поселка зверосовхоза. Густая и мощная между рядами вольтер, она имеет здесь ярко-зеленый цвет. Кроме видов, перечисленных для поселка, здесь заметно выделяются крупные куртины

Arctagrostis arundinacea, *Polygonum tripterocarpum*, *P. ellipticum* и *Saxifraga punctata*.

Оленьи загоны. Огороженные проволочной сеткой краали омегообразной формы наблюдали близ поселков Заозерного и Провидение, а на окраине Эгвекинота — неогороженное место забоя оленей со многими бараками, где сушились олени шкуры. Расположенные на склонах загоны издали имели вид больших ярко-зеленых пятен на серо-зеленом фоне осоково-дриадовой тундры. Внутри краалей *Dryas* sp. и сопутствующие ей стелющиеся ивы и тундровые кустарнички почти совершенно исчезли, но осоки (*Carex lugens* и *C. nesophila*) произрастали прекрасно, несмотря на сильно вытаптывание и обгрызание оленями. Особенно мощно эти осоки, а также злаки (*Phippsia algida*, *Poa glauca*, *Arctagrostis latifolia*) разрастаются в понижениях; их исключительно крупные, хотя и не плодоносящие, дерновины встречались на фоне голой почвы у самого места забоя. Кроме того, для загона характерны в пос. Провидение *Sagina intermedia*, *Koenigia islandica*, в пос. Заозерном — *Polygonum tripterocarpum*, а в пос. Эгвекинот — *P. tripterocarpum* и *Draba hirta*. Виды *Saxifraga* присутствовали повсюду; очень характерно для загонов также обильное развитие апофитов-мхов: *Bryum* spp., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Psilopilum cavifolium* (Wils.) Hag., *Polytrichum hyperboreum* R. Br.

Г о р о д А н а д ы р ь. Г. Анадырь расположен на берегу Анадырского лимана близ дельты р. Казачки. В нижней, периодически заливаемой части города, построенной на узкой косе, дома стоят на сваях или на насыпном грунте, а люди ходят по деревянным настилам. Здесь находится отчасти залитая водой чистая заросль *Arctophila fulva*. На повышениях довольно обильна *Puccinellia sibirica*, изредка встречаются *Arctagrostis arundinacea* и *Senecio congestus*, а в воде — заросли *Puccinellia phryganodes*, *Rorippa palustris*, *Ranunculus hyperboreus*, *Hippuris tetraphylla*, *Stellaria crassifolia*, *S. humifusa*.

Основная часть города расположена на высокой, но сильно заболоченной террасе. Здесь господство переходит к *Arctagrostis arundinacea*, однако *Arctophila fulva* и *Senecio congestus* тоже сильно распространены; примесь других видов случайна и незначительна.

Мощная рудеральная растительность Анадыря очень бедна по числу составляющих ее видов. Антропофильная растительность встречается здесь на небольших сухих площадках, кучках шлака и мусора у домов, на завалинках. Из апофитов в таких местах произрастают *Polygonum humifusum*, *Cerastium beeringianum*, *Stellaria edwardsii*, *Ranunculus borealis*, *Draba hirta*, *Chamaenerion latifolium* и другие виды; из антропохоров — *Stellaria media*, *Chenopodium album*, *Barbarea arcuata*, *Plantago major*, *Elytrigia repens*, другие растения единичны. На крутом обрыве террасы — большие и почти чистые заросли *Artemisia tilesii* с примесью *Descurainia* sp. в его верхней части и *Arctagrostis arundinacea* и *Puccinellia sibirica* — в нижней. При строительстве новых кварталов Анадыря болото засыпается привозным каменистым грунтом. На новых улицах пока нет никакой растительности, кроме посаженных кустиков ольхи. На рыхлом грунте сооружения, прикрывающего теплотрассу, довольно обильны *Festuca brachyphylla*, *F. rubra*, *Roegneria macroura* и *Trisetum spicatum*, в других местообитаниях не встреченные.

Огородничество в Анадыре не развито; опыты по растениеводству в 30-х годах (Главсевморпуть) положительного результата не дали. Животноводческий и оленеводческий совхозы расположены в отдалении от города, в тундре; их обследование не прибавило к нашему списку ни одного антропохора и дало очень мало для выявления апофитов.

П о с е л о к М а р к о в о. В среднем течении р. Анадырь климат совсем не похож на сырой и холодный климат приморской полосы Чукотки. Зимы здесь морозные, лето теплое и солнечное, с частыми грозами. В пос. Марково, расположенном на надпойменной террасе и частично в пойме Анадыря, и климат и почвы благоприятны для земледелия.

ТАБЛИЦА 1
Чукотские апофиты

Вид	Населенные пункты								Оленьи загоны
	Эгвекиног	Заозерный	Провидение	Урепики	Дорожный	Ткачен	г. Анадырь	Марково	
<i>Equisetum arvense</i> L. ssp. <i>boreale</i> (Bong.) Rupr.	2 *		1	1	3	1	1	3	
<i>E. heleocharis</i> Ehrh.								1	
<i>E. pratense</i> Ehrh.								2	
<i>Agrostis anadyrensis</i> Socz.								3	
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol. s. l.								2	
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	4		4	4	2	4			5
<i>A. arundinacea</i> (Trin.) Beal	1		1	1	2	1	5		3
<i>Calamagrostis holmii</i> Lange	4								
<i>C. langsdorffii</i> (Link) Trin.							1	5	
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	2	4	2	4	5	4	1		
<i>D. borealis</i> (Trautv.) Roshev. s. l. (incl. <i>D. sukatschewii</i> (Popl.) Roshev.)	2	2		4	4	3	1		
<i>Festuca brachyphylla</i> Schult.	2		1			2	2		
<i>F. rubra</i> L. ssp. <i>arctica</i> (Hack.) Gonor.	3	1	1				1		
<i>Hierochloë alpina</i> (Liljebl.) Roem. et Schult.	3		1			1			1
<i>Hordeum jubatum</i> L.									5
<i>Leymus mollis</i> Trin. s. l. (incl. <i>L. villosissimus</i> (Scribn.) Tzvel. et <i>L. inferior</i> (Hult.) Tzvel.)		4		2	2	1		1	
<i>Phippsia algida</i> (Soland.) R. Br.		3			5	5	5	3	5
<i>Poa alpigena</i> (Fr.) Lindm. var. <i>vivipara</i> (Malmgr.) Scholand.						2			
<i>P. glauca</i> Vahl	5	1	4	1	1	1			5
<i>P. malacantha</i> Kom.			4	4	3				3
<i>P. pratensis</i> L.			1	4	4			3	1
<i>Puccinellia borealis</i> Swall.							2		
<i>P. hauptiana</i> (Krecz.) Kitag.								2	
<i>P. phryganodes</i> (Trin.) Scribn. et Merr.							2		
<i>P. sibirica</i> (Holmb.) V. Krecz.				2			4	4	
<i>Roegneria kamczadolorum</i> Nevski								2	
<i>R. macroura</i> (Turcz.) Nevski							2	5	
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) Richt. incl. <i>T. molle</i> (Michx.) Kunth et <i>T. alaskanum</i> Nash.	1	1	2	2	2	2	1	1	2
<i>Bromus pumpellianus</i> Scribn.						4			
<i>Luzula arcuata</i> (Wahlb.) Sw. ssp. <i>unalaschkensis</i> (Buhen.) Hult.									4
<i>L. multiflora</i> (Retz.) Lej. ssp. <i>kjellmaniana</i> (Miyabe et Kudo) Tolm.	1								3
<i>Carex lugens</i> H. T. Holm									4
<i>C. nesophila</i> H. T. Holm	1					2			4
<i>Koenigia islandica</i> L.	1		4	3	5	2			5
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill	2		1	2	1	1			1
<i>Polygonum humifusum</i> Pall.			1	2	1				
<i>P. triptocarpum</i> A. Gray			1			2			3
<i>P. viviparum</i> L.	1	1	3	2	2	2			3
<i>Rumex acetosa</i> L. ssp. <i>lapponicus</i> Hitt.	1	1							
<i>R. sibiricus</i> Hult.								4	
<i>Cerastium beeringianum</i> Cham. et Schlecht. (incl. ssp. <i>bialynickii</i> (Tolm.) et ssp. <i>grandiflorum</i> (Fenzl) Hult.)	3		1	2			1		

* Цифрами обозначены встречаемость и обилие видов в поселке: 1 — редко и не обильно; 2 — часто, но не обильно; 3 — часто, иногда обильно; 4 — часто и обильно; 5 — очень обильно; обширные чистые или почти чистые заросли.

Вид	Населенные пункты								Оленьи загоны
	Эгвекиног	Заозерный	Провидение	Урелики	Дорожный	Ткачен	г. Анадырь	Марково	
<i>Sagina intermedia</i> Fenzl			4	4	3	3			5
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.			3	4	5		4		
<i>S. edwardsii</i> R. Br.	4								
<i>S. humifusa</i> Rottb.							2		
<i>S. radians</i> L.								1	
<i>Ranunculus borealis</i> Trautv.							2	2	
<i>R. hyperboreus</i> Rottb. (incl. var. <i>tricroenatus</i> Rupr.)				1	4		2		1
<i>R. nivalis</i> L.	1					2			
<i>R. pygmaeus</i> Wahl.	1				3				
<i>R. repens</i> L.								3	1
<i>R. reptans</i> L.								1	
<i>R. turneri</i> Greene ssp. <i>jacuticus</i> (Ovcz.) Tolm.			1	1	1		1	1	1
<i>Cochlearia officinalis</i> L. (incl. <i>C. arctica</i> Schlecht. et <i>C. groenlandica</i> L.)	3		4	5	5	3			
<i>Draba borealis</i> DC.	3								
<i>D. juvenilis</i> Kom.	5	2	1				1		3
<i>D. nivalis</i> Liljebl. var. <i>camtschatica</i> (Andrz.) Pohle	2								
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Bess.	2		2	2	3		1	3	1
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> (L.) Scop. (incl. <i>Ch. tetrandrum</i> (Lund.) Th. Fries)	3		1	1		1			1
<i>Saxifraga</i> ssp.**	2	1	1	1	1	1	2		
<i>Rhodiola atropurpurea</i> (Turcz.) Trautv. et Mey.	2	1	1			1			1
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.			2					2	2
<i>Ch. latifolium</i> (L.) Th. Fries et Lange	4		2	1		2	1		
<i>Achillea ptarmica</i> L.			5	3	1		3	2	
<i>Lactuca sibirica</i> (L.) Benth.								3	
<i>Nardosmia frigida</i> (L.) Hook.				1	3			1	
<i>Artemisia tilesii</i> Ledeb.	5	1	5	4	3	3	4		
<i>Senecio congestus</i> (R. Br.) DC.	1		1				4		
<i>Tanacetum vulgare</i> L.								3	

** Многие виды этого рода нередко, иногда в заметном количестве произрастают в антропогенных местообитаниях Чукотки; но требуются длительные наблюдения для того, чтобы отбросить элемент случайности и выделить действительно апофитные виды.

ТАБЛИЦА 2
Чукотские антропохоры

Вид	Населенные пункты						
	Эгвекиног	Комсомольский	Заброшенный поселок (данные Т. Г. Дервиз Соколов)	Провидение, Урелики, Дорожный	г. Анадырь	Марково	
<i>Agrostis clavata</i> Trin.			+				1 *
<i>Avena sativa</i> L.				1			1
<i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fern.				1	1		
<i>Bromis inermis</i> Leyss				1			

* Цифрами обозначены встречаемость и обилие видов (несколько иначе, чем в табл. 1): 1 — единично или очень редко; 2 — изредка, в небольшом числе; 3 — часто, но не обильно; 4 — часто, иногда в значительном числе; 5 — обильно. Знак + означает присутствие вида, но его обилие и частота неизвестны.

Вид	Населенные пункты					
	Эвекинот	Комсомоль- ский	Заброшенный поселок (панные Т. Г. Дер- виз-Соколо- вой)	Провидение, Урейский, Дорожный	г. Анадырь	Марково
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski				2	2	3
<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski						1
<i>H. jubatum</i> L.					1	
<i>H. macilentum</i> Steud.				1		
<i>Poa annua</i> L.				3		
<i>Roegneria mutabilis</i> (Drob.) Hyl. (incl. <i>R. kamczadalarum</i> Nevski)						2
<i>Urtica dioica</i> L. s. l.		1				5
<i>Fagopyrum sagittatum</i> Gilib.				1		1
<i>Polygonum aviculare</i> L.		1			1	5
<i>P. convolvulus</i> L.		1			1	
<i>P. heterophyllum</i> Lindm.		1				1
<i>P. tomentosum</i> Schrank s. l.		1				1
<i>Rumex acetosella</i> L.				1		1
<i>R. aquaticus</i> L. (incl. ssp. <i>protractus</i> Rech.)		1			4	5
<i>R. longifolius</i> DC.		1			1	2
<i>Axyris amaranthoides</i> L.		1	+	1		
<i>Chenopodium album</i> L.	1	1		1	1	5
<i>Ch. urbicum</i> L.		1				
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke				1		1
<i>Silene latifolia</i> (Mill.) Rendle et Britt.		1		1		1
<i>Stellaria media</i> (L.) Cyr.	1	1		2	2	5
<i>Arabis pendula</i> L.		1		1		
<i>Barbarea arcuata</i> (Opiz) Reichb.				2	1	
<i>B. orthoceras</i> Ledeb. (incl. var. <i>kolymensis</i> N. Busch)	1		+	1		
<i>Brassica campestris</i> L.				2		2
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medic.		1				1
<i>Chorispora tenella</i> (Pall.) DC.		1				
<i>Draba nemorosa</i> L.	1	2		1		
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	1			1		
<i>Lepidium sativum</i> L.		1				
<i>Neslia paniculata</i> Desv.						1
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.						1
<i>Sinapis arvensis</i> L.				1		
<i>Sisymbrium loeselii</i> L.		1				
<i>Thlaspi arvense</i> L.		2				1
<i>Geum aleppicum</i> Jacq.				1		
<i>G. macrophyllum</i> Willd.				1		
<i>Malus baccata</i> Mill.				1		
<i>M. silvestris</i> Mill.				1		
<i>Potentilla bifurca</i> L.		1		1		
<i>P. multifida</i> L.		1		1		
<i>P. norvegica</i> L.		1		1		1
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.		1				
<i>Medicago lupulina</i> L.		1				
<i>M. sativa</i> L.	1	1				
<i>Melilotus suaveolens</i> Ledeb.		1				
<i>Trifolium lupinaster</i> L.				1		
<i>T. pratense</i> L.					1	1
<i>T. repens</i> L.				1		
<i>Trigonella platycarpus</i> L.				1		
<i>Erodium stephanianum</i> Willd.				1		
<i>Geranium soboliferum</i> Kom.		1				
<i>G. vlassovianum</i> Fisch.		1				
<i>Anethum graveolens</i> L.				1		3
<i>Anthriscus aemula</i> (Woron.) Schischk.				1		2
<i>Sphallerocarpus gracilis</i> (Bess.) K.-Pol.				1		
<i>Asperugo procumbens</i> L.			+			
<i>Lappula echinata</i> Gilib.		2	+	1		
<i>Lithospermum arvense</i> L.						1
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.		1				2
<i>Leonurus glaucescens</i> Bunge		1				

Вид	Населенные пункты					
	Этвекино	Комсомоль- ский	Заброшенный поселок (данные Т. Г. Дер- виз-Соголо- вой)	Провиение, Урелики, Дорожный	г. Анадырь	Марково
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	1				1	
<i>Pedicularis resupinata</i> L.						
<i>Plantago asiatica</i> L.				1		
<i>P. depressa</i> Willd.				1		
<i>P. lanceolata</i> L.		1				
<i>P. major</i> L.		1		1	1	2
<i>P. maritima</i> L.		1		1		
<i>P. media</i> L.		1		1		
<i>Galium spurium</i> L.				1		
<i>G. verum</i> L.		1		1		
<i>Achillea alpina</i> L.				1		2
<i>A. millefolium</i> L.		1		2		
<i>Artemisia absinthium</i> L.				1		
<i>A. vulgaris</i> L.				1		4
<i>Erigeron acer</i> L.						2
<i>Helianthus annuus</i> L.				1		3
<i>Matricaria matricarioides</i> (Less.) Porter				4		5
<i>Sonchus arvensis</i> L.		1		1		
<i>Tanacetum vulgare</i> L.						3
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.						1

Поселок — деревенского типа с одноэтажными домами; в пониженной его части в большой мере сохраняются пойменный рельеф и растительность: много тополей и ив, на кочках и повышениях рельефа преобладает *Calamagrostis langsdorffii*, а в понижениях — *Filipendula* sp. и *Equisetum* sp. Как примесь распространено обильное разнотравье — *Achillea ptarmica*, *A. alpina*, *Lactuca sibirica*, *Rumex aquaticus*, *Roegneria macroura*, *R. mutabilis*, *Urtica dioica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Tanacetum vulgare* и др. Те же виды, но часто при доминировании *Artemisia vulgaris*, *Elytrigia repens* и *Descurainia sophioides*, входят в состав очень распространенного в пос. Марково бурьяна, растущего вдоль огородных и полевых изгородей. На основных, широких улицах Маркова часто встречаются почти чистые заросли *Hordeum jubatum*, там, где повлажнее, — *Rumex sibiricus* с примесью *R. aquaticus* и *Poa pratensis*, а в случае вытаптывания — «коврики» *Polygonum aviculare* и *Matricaria matricarioides*. Не так мощны и обильны, как в Анадыре, но численно значительно преобладают влаголюбивые рудералы — *Rorippa palustris*, *Alopecurus aequalis*, *Ranunculus repens*, *Puccinellia sibirica*, *P. hauptiana*, *Equisetum heleocharis*, *Gnaphalium mandschuricum* и др. Для завалинок домов и загрязненных мест особенно характерны группировки *Stellaria media* и *Chenopodium album*.

В Маркове имеется овощно-скотоводческий совхоз с преобладанием скотоводства; посевная площадь (поля) его очень невелика, незначителен и ассортимент культур: картофель, капуста, редис. Тот же набор культур и в индивидуальных огородах. Тепличное хозяйство тоже почти не развито. Соответственно беден и состав огородных и полевых сорняков; в основном это *Stellaria media*, *Chenopodium album*, *Elytrigia repens*. Однако надо сказать, что эти три вида здесь, несомненно, являются злостными сорняками.

Ниже приводятся списки растений, апофитов и антропохоров (табл. 1, 2), зарегистрированных в указанных выше чукотских поселках. Методика выявления апофитов и антропохоров описана в моей книге (Дорогостайская, 1971).

В итоге следует отметить, что проведенная работа не только подтвердила апофитный характер многих видов, уже отмеченный в моих предыдущих статьях, но и выявила несколько явных апофитов, особенно специфичных для Чукотки, таких как *Arctagrostis latifolia*, *A. arundinacea*, *Leymus mollis*, *Poa glauca*, *P. malacantha*, *Trisetum spicatum*, *Deschampsia borealis*, *Draba juvenilis*, *Achillea ptarmica*, *Sagina intermedia* и др. Особенно интересна апофитная растительность краалей. Что касается антропохоров, то здесь особых закономерностей не выявилось, так как занос растений на Чукотку человеком сравнительно слаб главным образом вследствие малого развития в этом регионе растениеводства и скотоводства.

ЛИТЕРАТУРА

Дорогостайская Е. В. (1971). Сорные растения Крайнего Севера СССР.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 IV 1976.

УДК 582.596 : 581.9 (47)

Н. И. Рубцов, Г. А. Купатадзе

FUMANA THYMIFOLIA — НОВЫЙ ВИД ФЛОРЫ СССР

N. I. RUBTSOV, G. A. KUPATADZE. *FUMANA THYMIFOLIA* — A NEW SPECIES
IN THE FLORA OF THE U. S. S. R.

Сообщается о находке средиземноморского растения *Fumana thymifolia* (L.) Spach ex Webb на Южном берегу Крыма, возле Симеиза на склоне горы Кошка. Дается ключ к определению видов рода *Fumana*, обитающих в пределах СССР.

В 1973 г. в Крыму на щебнистом склоне горы Кошка (возле Симеиза) Г. А. Купатадзе было собрано растение, оказавшееся новым для флоры СССР видом рода *Fumana* (Dunal) Spach.

Как известно, небольшое семейство *Cistaceae* (8 родов, около 180 видов), к которому принадлежит этот род, является весьма характерным для флоры Средиземноморья. До сих пор во флоре СССР было известно только два вида *Fumana* — *F. procumbens* (Dunal) Gren. et Godr. и *F. viscidula* (Stev. ex Palib.) Juz. Это — маленькие ксерофильные полукустарнички. Первый из них довольно широко распространен на юге Украины, в Крыму, в Молдавии и на Кавказе. Второй вид известен лишь в Крыму и на Кавказе. С. В. Юзепчук (1949), обработавший род *Fumana* для «Флоры СССР», считает, что *Fumana viscidula* близка к *F. arabica* (Pers.) Spach, но достаточно хорошо отличается от него рядом признаков, в частности своеобразным опушением из желтоватых железисто-клейких волосков. Однако Хейвуд (Heuwood, 1968) все же не признал видовой самостоятельности *Fumana viscidula*, включив его в синонимы *F. arabica* (L.) Spach, для которого указывается средиземноморский ареал (куда отнесен и Крым). А. А. Гроссгейм (1949, 1962) для Кавказа также приводит *F. arabica*.

Если признать видовую самостоятельность *F. viscidula*, то этот вид будет вторым (после *F. arabica*) представителем секции *Plathyphyllon* Janch., раньше считавшейся монотипной. Секция эта характеризуется тем, что относящиеся сюда виды имеют листья с прилистниками. Что касается *F. procumbens*, то она относится уже к другой секции — *Leiosperma* Janch., у видов которой листья не имеют прилистников. Обе названные секции относятся к подроду *Fumana*, характеризующемуся семенами со спирально закрученным зародышем.¹

¹ С. В. Юзепчук во «Флоре СССР» (т. XV, 1949) применил неправильное (nom. illigit.) название этого подрода — *Eufumana*, на что указано С. К. Черепановым в «Своде дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» (1973).

Обнаруженная нами в Крыму *Fumana thymifolia* (L.) Spach ex Webb, Iter Hisp., 69 (1838) (*Cistus thymifolius* L. Sp. Pl. 528 (1753); *Fumana viscidula* Spach, *F. glutinosa* (L.) Boiss.) относится к другому подроду — *Fumanopsis* (Pomel) Janch. Сюда принадлежат растения, у которых семена имеют не спиральный, а только лишь более или менее согнутый зародыш.

F. thymifolia — небольшой, 10—15 см выс., полукустарничек с линейными, супротивными, по краям вниз завернутыми листьями и очень мелкими, до 0.5 мм дл., прилистниками. Чашечка при плодах до 7—8 мм дл., железистоопушенная. Цветки немногочисленные, желтые, в монохазальном соцветии; лепестки до 8—10 мм дл.; цветоножки тонкие, немного опушенные, в 2—3 раза длиннее прицветных листьев. Коробочка трехгранная, с четырьмя—шестью семенами.

Найденное растение отличается от *F. viscidula* не только формой зародыша, но и листьями: они супротивные и линейные, а не очередные и ланцетные (яйцевидные), как у названного вида. От *F. procumbens* оно отличается общим габитусом, а также наличием прилистников.

F. thymifolia была обнаружена в небольшом числе особей, разбросанных по голому щебнистому склону горы Кошка, возле самой автотрассы, соединяющей Ялту с Севастополем. Приводим полный текст этикетки гербарных экземпляров, хранящихся в Никитском ботаническом саду: «Окр. Симеиза, гора Кошка, юго-восточный склон; щебнистый участок у дороги Ялта—Севастополь; совместно с *Fumana procumbens* и *Helianthemum capit.* 23 апреля 1973 г., собр. Г. А. Купатадзе». Возможно, что это средиземноморское по своему географическому ареалу растение следует относить к числу адвентивных видов, которыми так богат Крым (Кожевникова, Рубцов, 1971).

В заключение считаем полезным дать ключ к определению всех трех видов рода *Fumana*, известных в пределах СССР.

1. Зародыш в семенах более или менее согнутый. Листья супротивные, с прилистниками, линейные, голые, по краям вниз завернутые *F. thymifolia* (subgen. *Fumanopsis*)
- Зародыш спирально закрученный. Листья очередные (subgen. *Fumana*) 2.
2. Листья с прилистниками, яйцевидные или ланцетные. Цветоножки значительно (в 2—3 раза) длиннее листьев. Растение с железисто-клейким опушением *F. viscidula*
- Листья без прилистников, линейные. Цветоножки не длиннее листьев. Растение со стелющимися стеблями; опушение из простых (не железистых) волосков *F. procumbens*

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Гроссгейм А. А. (1962). Флора Кавказа, изд. 2-е, 3. — Кожевникова С. К., Н. И. Рубцов. (1971). Опыт био-экологического и географического анализа адвентивной флоры Крыма. Тр. Никитск. бот. сада, 54. — Davis P. (1965). Flora of Turkey, 1 : 520. — Невууд V. H. (1968). Flora Europaea, 2 : 292.

Государственный
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 31 V 1977.

Р. А. Удалова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ПОДУШКОВИДНЫХ КАКТУСОВ

R. A. UDALOVA. MORPHOLOGICAL ANALYSIS OF SOME CUSHION-SHAPED CACTUSES

Рассматривается формирование подушковидной жизненной формы у *Mammillaria multiceps*, *M. plumosa* и *Dolichothele campotricha* (Cactaceae). Выделены две группы подушковидных кактусов: симподиально ветвящиеся (род *Tephrocactus*) и моноподиально ветвящиеся (род *Mammillaria*, *Dolichothele*). Приводится список видов кактусов, образующих подушковидные формы.

Подушковидные растения довольно широко распространены среди покрытосеменных. По данным Гаури и Шрөтера (Hauri, Schröter, 1914), они встречаются у растений 34 семейств. Самое большое число (50.5%) подушковидных растений по данным тех же авторов приходится на Южную Америку, а именно на высокогорные андийские области и прибрежные районы Патагонии и Огненной Земли.

Растения-подушки приурочены к неблагоприятным условиям обитания (Hauri, Schröter, 1914; Rauh, 1939; Заленский, 1948; Станюкович, 1949; Серебряков, 1954; Кривоногова, 1960). Они растут главным образом на каменисто-щебнистых и скальных субстратах в пустынях, в высокогорьях горных областей и на приполярных океанических островах.

Наибольшее число подушковидных кактусов в основном из подсем. опунциевых (*Opuntioideae*) встречается в Андах Северного Перу, Боливии, Чили и северо-западной Аргентины. В Перу, например, на высоте 3400—4600 м¹ на огромных площадях развивается растительная формация, носящая название «кактусовая пуна» (Rauh, 1958), с господством подушковидных форм из рода *Tephrocactus*. Климат высокогорных областей Перу значительно более влажный, чем в районах, расположенных на высоте 1000—2500 м, где видовое разнообразие кактусов огромно. Так, например, в городе Имата (высота 4000 м) за год выпадает 480—780 мм осадков, а в окрестностях города Арекипа (высота 2400 м) — не более 30 мм. В высокогорьях Анд относительная влажность воздуха увеличивается до 80—95% и не бывает ниже 50%. Образование подушковидных форм в этих условиях объясняется, вероятно, действием нескольких факторов: огромными разницеми в температуре воздуха в течение суток (днем +38, ночью —7° С); немаловажен и тот факт, что на протяжении полугода (V—X) осадки в этих районах выпадают в виде града или снега.

Существуют различные классификации или попытки классификаций подушковидных растений. Это прежде всего работы Рейхе (Reiche, 1893), Дильса (Diels, 1897) и Гаури и Шрөтера (Hauri, Schröter, 1914). Существенное значение для нашего исследования имеет работа Рау (Rauh, 1939), являющаяся самой крупной по данной проблеме. Он выделяет 7 типов подушковидных растений: настоящие подушковидные растения, стелющиеся, дерновинные, розеточные, суккулентные, подушковидные мхи и гапаксантиные (однолетние и двулетние).

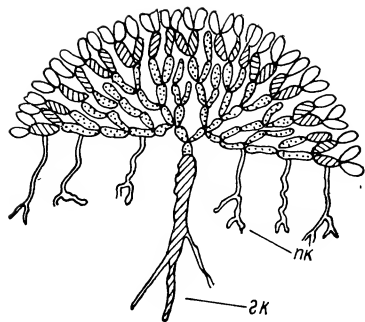
О закономерностях развития подушек у кактусов почти нет никаких данных. Чаще всего в специальной литературе лишь констатируется наличие этой жизненной формы у того или иного таксона. Нам известна только упомянутая выше работа Рау, в которой автор, основываясь на закономерностях ветвления у опунций² неподушковидной формы, приходит к выводу о сходном типе ветвления у опунций-подушек (рис. 1). Их образование связано с ярко выраженным акротонным симподиальным ветвлением и одинаковым приростом в длину боковых членистых пло-

¹ Здесь и далее приводятся высоты в отсчете от уровня моря.

² В современном понимании упомянутые в работе Рау виды опунций относятся к роду *Tephrocactus*.

Рис. 1. Схема образования суккулентной подушки на примере *Opuntia* sp. (Rauh, 1939).

гк — главный корень, пк — придаточные корни.



ских или бочонковидных побегов. Рау подчеркивает, что, несмотря на отсутствие каких-либо данных об истории развития этой интересной жизненной формы, наблюдения над культивируемыми растениями позволяют сказать, что суккулентные подушковидные растения являются настоящими растениями-подушками, все отличие которых от несуккулентных состоит в том, что «компактность подушки достигается за счет накопления шаровидных, равномерно ветвящихся побегов с рудиментарными листьями» (Rauh, 1939, с. 408), а не за счет побегов с черепитчато расположенными листьями. Подобно опунциям, говорит Рау, образуются подушки и у маммиллярий, в частности у *Mammillaria pusilla* Sweet, *M. gracilis* Pfeiff., *M. multiceps* Salm-Dyck. Однако наши наблюдения за развитием подушковидной формы у маммиллярий не позволяют согласиться с таким выводом.

Целью настоящей статьи является биолого-морфологический анализ подушек у маммиллярии многоголовчатой (*M. multiceps*), маммиллярии оперенной (*M. plumosa* Web., рис. 2) и долихотеле согнутоволокнистой (*Dolichothele camptotricha* Tiegel, рис. 3), культивируемых в оранжереях Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Все три вида относятся к подсем. *Cereoideae*, так как имеют характерную для него полную редукцию листьев в отличие от подсем. *Pereskioideae* и *Opuntioideae*. Роды *Mammillaria* и *Dolichothele* — наиболее подвинутые в сем. *Cactaceae*. Для них свойственно образование на стебле ярко выраженных сосочков, представляющих собой видоизмененные разросшиеся основания листьев (Kaufmann, 1859; Goebel, 1889; Boke, 1941, 1944, 1951). Все три вида, согласно классификации Серебрякова (1962), относятся к суккулентно-стеблевым травянистым многолетникам.

Подробнее образование подушек рассмотрим на примере маммиллярии многоголовчатой (*M. multiceps*). Родина этого вида США (Техас), Мексика, Куба, где он произрастает главным образом в прибрежных областях на каменистой почве или в низких каньонах среди зарослей кустарников. Молодые стебли этой маммиллярии шаровидные, позднее они становятся укороченно цилиндрическими 4—6 см дл., 1—2 см в диам. В многочисленных описаниях вида мы не нашли данных о размерах подушки. Сказано лишь, что она образует большие группы или дерновины. В оранжерейных условиях при горшечной культуре маммиллярия многоголовчатая за 3—4 года образует подушки диаметром 12—15 см. К сожалению, нам не удалось проследить образование подушки с фазы проростка. В качестве исходного материала для наблюдений мы брали боковые побеги (так называемые «детки») со взрослого маточного растения.³ Они не превышали 2 см выс. и имели уже довольно развитые придаточные корни длиной до 1 см. В первый же год после посадки в нижней части растения появляются боковые побеги (рис. 4, А—Б), которые на второй год дают боковые побеги II порядка (рис. 4, В). Последние образуются как базитонно, так и мезотонно. У побегов II порядка развиваются довольно мощные придаточные корни до 5 мм в диам. В последующие годы, кроме увеличения числа побегов II и III порядков, продолжают развиваться боковые побеги

³ В природе у многих видов кактусов преобладает вегетативный способ размножения. Вероятно, при образовании подушек также принимают участие главным образом легко обламывающиеся боковые побеги. Об этом пишет и Рау; он подчеркивает, что, несмотря на огромное количество семян, например у *Tephrocactus*, образующих в природе подушки до 4 м в диаметре, размножается он преимущественно вегетативно.

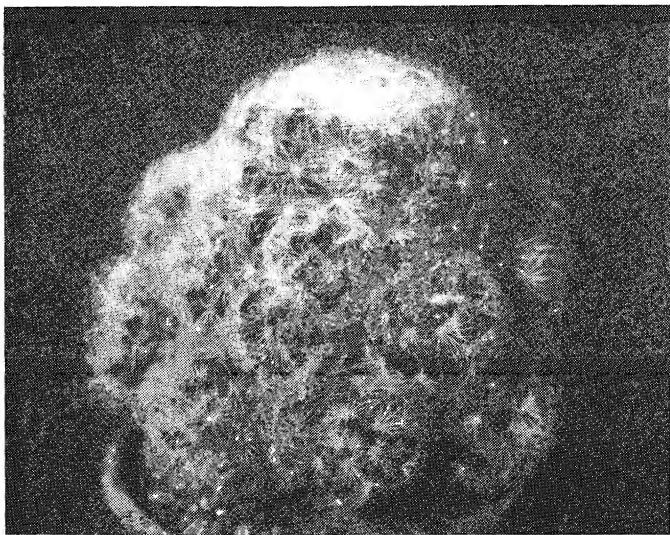


Рис. 2. *Mammillaria plumosa* Web. в ботаническом саду Ботанического института АН СССР.

Возраст экземпляра около 7 лет, диаметр подушки 11 см.

I порядка, располагаясь вначале в средней, а затем и в верхней части растения (рис. 4, В). Все побеги ветвятся моноподиально. Верхушечные точки роста остаются все время жизнедеятельными, давая ничтожный (1—2 мм) прирост в высоту за год. В результате усиленного ветвления образуется подушка, поверхность которой слабовыпуклая и поднимается над уровнем почвы на 5—6 см (рис. 4, Д). Внутри она пронизана массой придаточных корней, достигающих со временем толщины 12—15 мм в самом широком месте. Побеги, слагающие подушку, в нижней части сильно вытянуты, и лишь после выхода отдельных побегов из их массы наверх они разрастаются и приобретают шаровидную форму (рис. 4, Г). С возрастом нижние части слагающих подушку стеблей стареют, сосочки сморщиваются, покрываются коркой и в конце концов засыхают. Подушку такого типа мы относим к заполненным плоским подушкам, где заполняющим материалом служат засохшие сосочки, колючки и корни.

Подушковидные кактусы могут достигать солидного возраста (рис. 5). В оранжереях Ботанического сада имеются хорошо развивающиеся подушки, насчитывающие 30 лет и более. Они ежегодно цветут. Подобным образом идет образование подушек у *M. plumosa* (рис. 6, А—В) и *D. campotricha* (рис. 6, Г). В отличие от *M. multiceps* в подушке *M. plumosa* нами наблюдалось образование боковых побегов лишь двух порядков (в то время как у первой их насчитывалось до четырех). Интересно также отметить, что данная жизненная форма сохраняется у *M. plumosa* не только на собственных корнях, но и в привитом состоянии.

Наблюдения над подушковидными кактусами показали, что они обладают целым рядом признаков, характерных для растений-подушек вообще: это — незначительный прирост (1—2 мм) годичных побегов; наличие большого количества одновременно развивающихся точек роста (Заленский, 1948; Зайцева, 1949) и как результат — компактность и образование единой ассимиляционной поверхности (Палибин, 1914; Troll, 1937). Отмечаемое целым рядом автором (Радкевич, 1928; Василевская, 1940; Серебряков, 1954) слабое и медленное одревеснение годичных побегов у подушковидных растений, у кактусов связано, вероятно, не с данной жизненной формой, а является характерным признаком большинства кактусов.

На основании изученного литературного материала, а также данных морфологического анализа растений *M. plumosa*, *M. multiceps*, *D. campot-*

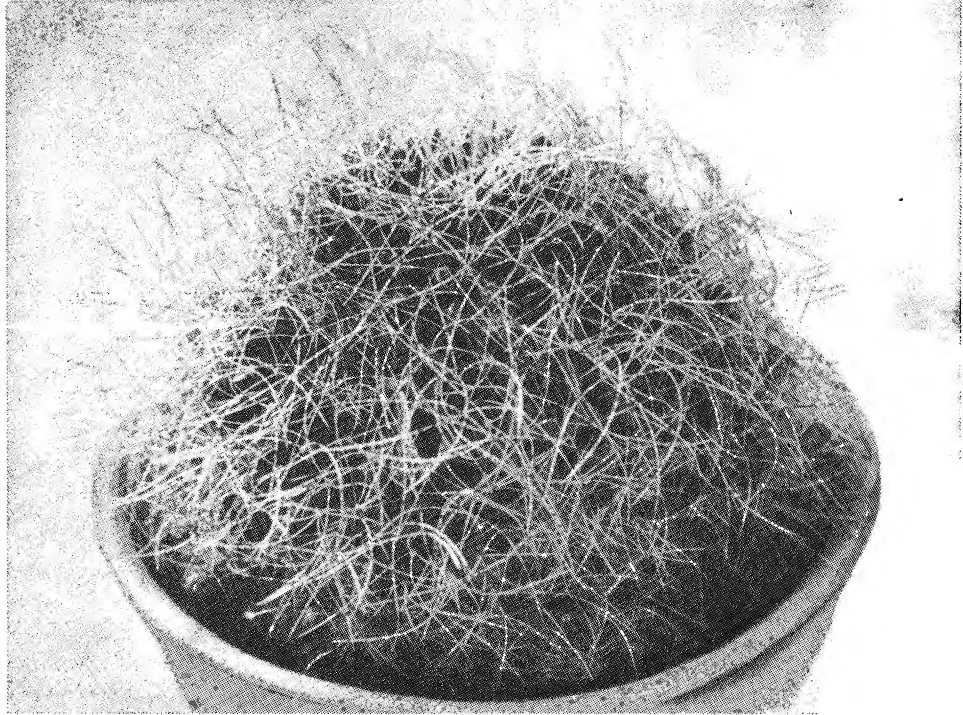


Рис. 3. *Dolichothele camptotricha* (Dams) Tiegel в Ботаническом саду БИН АН СССР. Возраст экземпляра около 4 лет, диаметр подушки 11 см. (Фот. А. А. Федорова).

tricha можно сделать вывод, что среди кактусов встречаются подушковидные формы, образованные в результате симподиального (подушки у опунциевых) и моноподиального ветвлений, примером которых служат подушки *M. multiceps*, *M. plumosa*, *D. camptotricha*.

Ниже мы приводим список видов кактусов, образующих в природе подушковидные формы.⁴ Данные взяты главным образом из работ К. Бакеберга (Backeberg, 1958—1962), Бриттона и Роуса (Britton, Rose, 1919—1923) и К. Шумана (Schumann, 1899). Почти половина названных здесь видов относится к роду *Tephrocactus* (*Opuntioideae*), образующих подушки по типу симподиального ветвления и встречающихся в природе в наиболее крайних условиях существования.

Coriaria coquimbana (Karw.) Britt. et Rose.: Чили. Подушки до 5 м в диам. и до 1 м выс. — *Corynopuntia reflexispina* (L. L. Wiggins et Rollins) Backeb.: Мексика, пустыня Сонора, на песчаных почвах. — *Coryphantha vivipara* var. *aggregata* (Engelm.) Marshall: США, Мексика. — *Dolichothele camptotricha* (Dams) Tiegel: Мексика. — *Epithelantha polycephala* Backeb.: Мексика, на каменистых или сланцевых холмах, на галечниках и в засохших руслах рек. Образует плотные шаровидные подушки, насчитывающие до 20—30 стеблей. — *Escobaria runyonii* Britt. et Rose: США и Северная Мексика. Образует подушки, насчитывающие более 100 стеблей. — *Ferocactus flavovirens* (Scheidw.) Britt. et Rose: Мексика, на высоте около 2000 м. Образует большие колонии. — *F. robustus* (Link et Otto) Britt. et Rose: Мексика, на песчаных неплодородных лугах. Образует подушки 1—2 (5) м в диам. и до 1 м выс., насчитывающие несколько сотен стеблей. — *Frailea chiquitana* Card.: Восточная Боливия, на высоте 900 м. Образует плоские подушки. — *F. colombiana* (Werd.) Backeb.: Ко-

⁴ Список не претендует на абсолютную полноту и в дальнейшем может быть дополнен.

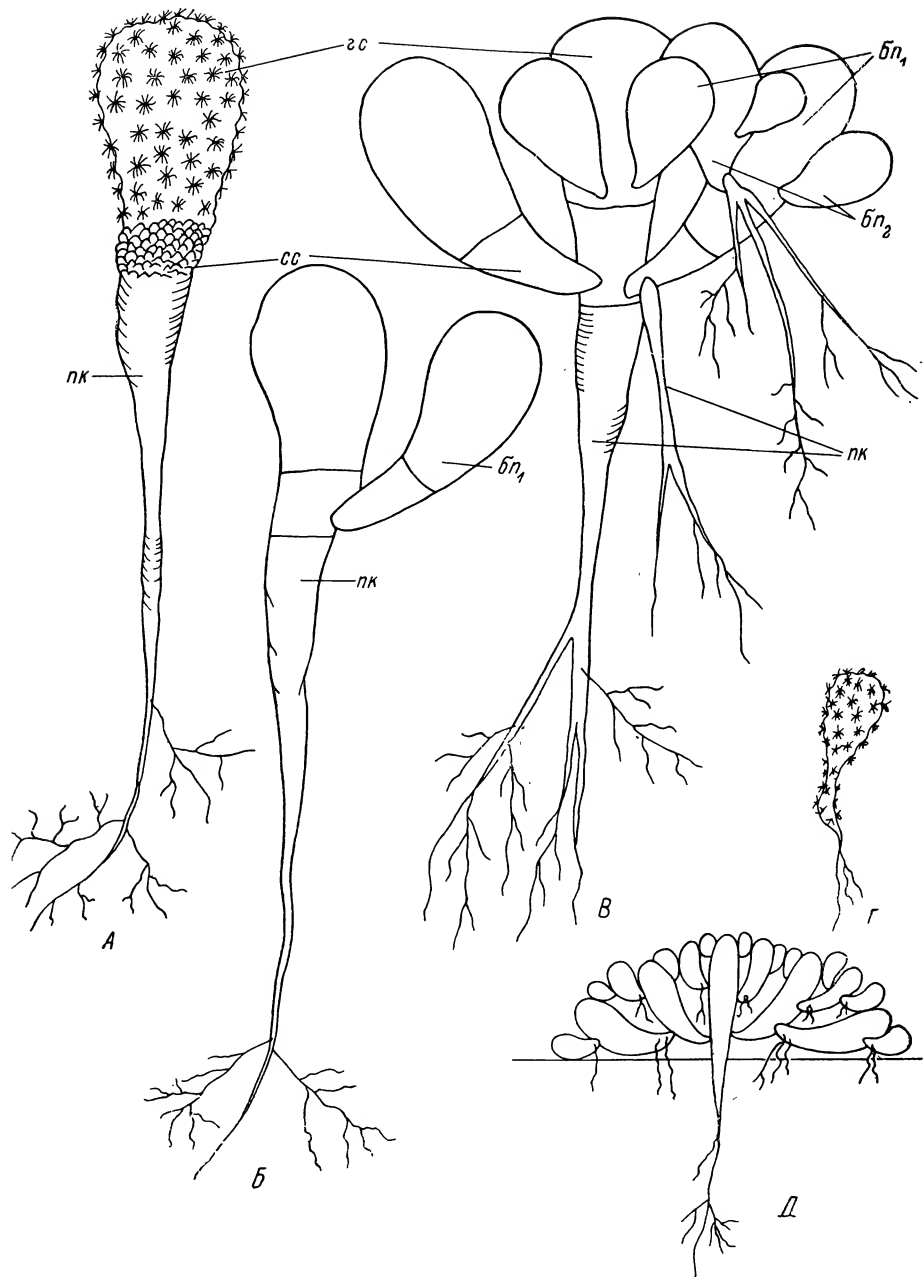


Рис. 4. Стадии образования подушки у *Mammillaria multiceps* (А—В).

бп₁ — боковые побеги I порядка, бп₂ — боковые побеги II порядка, гс — главный стебель, пак — придаточные корни, сс — старые, засыхающие сосочки.
Г — молодой побег с вытянутой нижней частью стебля, Д — схема образования моноподиальной подушки у кактусов (на примере *Mammillaria multiceps*).

лумбия, на высоте 1500—1800 м. Образует плоские подушки. — *Lobivia huilcanota* Rauh et Baskerb.: Южное Перу, в долинах на сухих холмах среди кустарников. — *L. polycephala* Baskerb.: Аргентина, на большой высоте. — *Maihuenia brachydelphus* Schum.: Чили и Аргентина, пограничные области, на высоте около 2600 м. — *M. patagonica* (Phil.) Speg.: Патагония. Образует подушки высотой 20—30 см. — *Mammillaria compressa* DC.: Мексика. Образует полушаровидные подушки до 1 м в диаметре. — *M. klissingiana* Boed.: Мексика. — *M. multiceps* Salm-Dyck: США, Мексика, о. Куба. На каменистой почве или в низких каньонах среди зарослей кустарников. — *M. parkinsonii* Ehrenb.: Мексика, на известковых скалах,

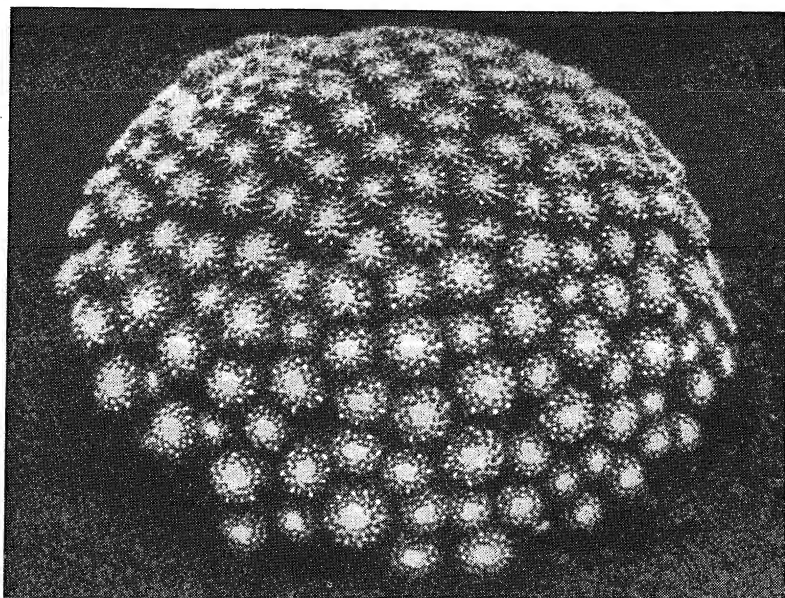


Рис. 5. *Mammillaria compressa* DC. в Хантингтонском ботаническом саду (Сан Марино, Калифорния).

Возраст экземпляра около 60 лет, диаметр подушки более 1 м (из путеводителя по Huntington Botanical Gardens).

образует большие подушки. — *M. perbella* Hildmann: Мексика. — *M. plumbosa* Web.: Мексика, растет на почти отвесных известковых склонах или в трещинах скал. Образует подушки диаметром 10—20 см. — *M. prolifera* (Mill.) Haw.: острова Гаити, Куба. — *M. sphacelata* Mart.: Мексика на побережье Калифорнийского залива. Образует рыхлые подушки. — *Mediolobivia pectinata* var. *orurensis* Backeb.: Боливия, на высоте 3800 м, на щебне. Образует плоские маленькие подушки. — *Micropuntia wiegandii* Backeb.: США (Невада), Калифорния. — *Mila densiseta* Rauh et Backeb.: Южное Перу, в сухих долинах на высоте 2000 м. Образует рыхлые подушки. — *M. lurinensis* Rauh et Backeb.: Центральное Перу, на сухих террасах в долинах рек на высоте 1000 м. Образует маленькие рыхлые подушки. — *Neobesseya missouriensis* (Sweet) Britt. et Rose: США. Образует подушки диаметром до 30 см. — *Parodia ocampoii* Card.: Боливия. Образует подушки до 40 см в диаметре. — *Tephrocactus asplundii* Backeb.: Боливия. — *T. atacamensis* (Phil.) Backeb.: Чили, на высоте 1700—3300 м. Образует подушки до 60 см в диам. и до 30 см выс. — *T. atroviridis* (Werd. et Backeb.) Backeb.: Перу, на высоте 4000—4500 м. — *T. blancii* Backeb.: Перу, на высоте около 4000 м. Образует подушки диаметром более 1 м. — *T. bolivianus* (Salm-Dyck) Backeb.: Боливия. Образует подушки до 1 м в диам. — *T. camachoii* (Espinosa) Backeb.: Чили. Образует подушки 50—60 см высоты и 1—1.5 м в диам. — *T. chichensis* Card.: Боливия, на высоте около 3800 м. Образует подушки до 60 см выс. и до 1 м в диам. — *T. crispicrinatus* Rauh et Backeb.: Перу, на высоте 4200 м. Образует большие подушки. — *T. cylindrarticulatus* Card.: Боливия, на высоте около 3900 м. Образует подушки до 20 см выс. и 60 см в диам. — *T. dactyliferus* (Vaupe) Backeb.: Южное Перу, на высоте 3600 м. — *T. ferocior* Backeb.: Боливия. — *T. glomeratus* (Haw.) Backeb.: Аргентина, на высоте около 4000 м. — *T. hirschii* Backeb.: Перу, на высоте около 4000 м. Образует маленькие подушки до 20 см в диам. — *T. ignescens* (Vaupe) Backeb.: Северное Чили и Южное Перу, на высоте 3000—3600 м. Образует большие подушки в несколько сотен стеблей высотой более 20 см. — *T. lagopus* (Schum.) Backeb.: Перу, высоко в горах. Образует большие подушки. — *T. leoncito* (Werd.) Backeb.: Чили, пустыня Атакама, на вы-

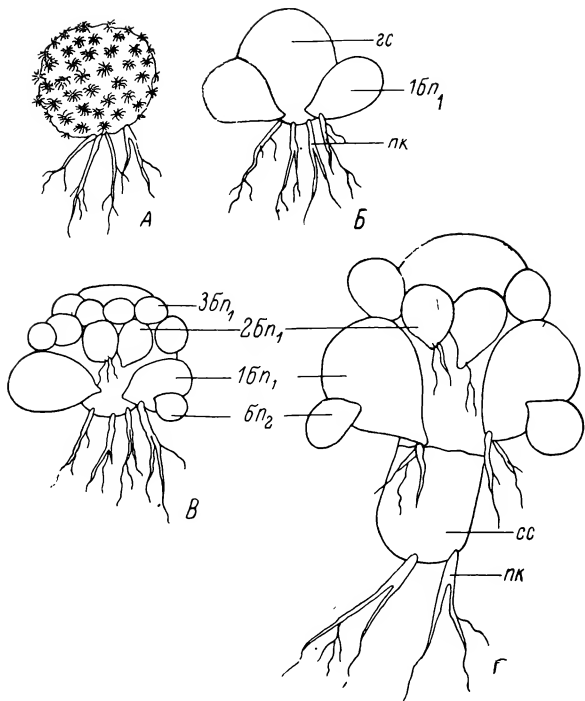


Рис. 6. Стадии образования подушки у *Mammillaria plumosa* (A—B) и *Dolichothele camptotricha* (Г).

1бп₁—3бп₁ — боковые побеги I порядка, возникающие соответственно в первый-третий годы развития; бп₂ — боковые побеги II порядка; остальные обозначения — как на рис. 4.

cote 4000 м. Образует большие полуокруглые подушки до 50 см выс., до 1 м в диам. — *T. mistiense* Backeb.: Южное Перу. — *T. noodtie* Backeb. et Jacobs.: Перу. Образует подушки до 20 см в диам. — *T. pseudoudonis* Rauh et Backeb.: Перу, на высоте около 4600 м. Образует большие подушки. — *T. reicheanus* (Espinosa) Backeb.: Чили, на высоте 3400—3550 м. — *T. udonis* (Weingart) Backeb.: Перу, на высоте 4300 м. — *T. verticosus* (Weingart) Backeb.: Перу, на высоте 4300 м. — *T. yanganicensis* Rauh et Backeb.: Перу, на высоте 3800 м. Образует подушки до 20 см в диам. — *Thelocactus krainzianus* Oehme: Мексика.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевская В. К. (1940). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Учен. зап. ЛГУ, сер. биол., 14. — Зайцева М. Г. (1949). О развитии формы у растений-подушек. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, вып. XVII. — Заленский О. В. (1948). О температурном и водном режиме растений-подушек. Бот. ж., 33, 6. — (Кауфман Н.) Kaufmann N. (1859). Zur Entwicklungsgeschichte der Cacteenstascheln. Bull. de la Soc. Imper. Natur. de Moscou, 32, 1. — Кривоногова М. Б. (1960). Подушечники и колючеподушечники, их географическое распространение и основные особенности. Пробл. ботаники, V. — Палибин И. Г. (1914). Растения-подушки. Природа, 12. — Радкевич О. Н. (1928). Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии. Изв. Гл. бот. сада АН СССР, 27, 4. — Серебряков И. Г. (1954). Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. Учен. зап. Моск. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 37, 2. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Станюкович К. В. (1949). Растительный покров Восточного Памира. — Васкеберг С. (1958—1962). Die Cactaceae. Bd. I—VI. — Вокс Н. Н. (1941). Zonation in the Shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica*. Amer. J. Bot., 28, 8. — Вокс Н. Н. (1944). Histogenesis of leaf and areole in *Opuntia cylindrica*. Amer. J. Bot., 31, 6. — Вокс Н. Н. (1951). Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*. Amer. J. Bot., 38, 1. — Britton N. L., J. N. Rose. (1919—1923). The Cactaceae. Vol. I—IV. — Diels L. (1897). Vegetationsbiologie von Neuseeland. Engl. Bot. Jahrb., 22. — Goebel K. (1889). Pflanzenbiologische Schilderungen,

1. — H a u r i H., C. S c h r ö t e r. (1914). Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. Engler Bot. Jahrb., 50. Suppl. — R a u h W. (1939). Über polsterförmigen Wuchs. Nova Acta Leopoldina, 7, 49. — R a u h W. (1958). Beiträge zur Kenntnis der peruvianischen Kakteenvegetation. — R e i c h e K. (1893). Über polster- und deckenförmigwachsende Pflanzen. Verh. wiss. Ver. zu Santiago, II. — S c h u m a n n K. (1899). Gesamtbeschreibung der Kakteen. — T r o l l W. (1937). Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 IV 1977.

УДК 581.84 : 581.4 : 633.11 : 58.01/.3

В. И. Полонский, Г. М. Лисовский

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ВЫСОКИХ ИНТЕНСИВНОСТЯХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИ АКТИВНОЙ РАДИАЦИИ (ФАР) В СВЕТОКУЛЬТУРЕ

V. I. P O L O N S K Y, G. M. L I S O V S K Y. ANATOMO-MORPHOLOGICAL DESCRIPTION
OF WHEAT PLANTS UNDER HIGH INTENSITIES OF PHOTOSYNTHETICALLY ACTIVE
RADIATION (FAR) IN LIGHT CULTURE

Изучались анатомическая структура и морфологические признаки листьев и стебля пшеницы, культивируемой при интенсивности света 150 Вт/м² (контроль) и 700, 900, 1200 и 1600 Вт/м² ФАР (опыты). Показано, что под действием высокой интенсивности ФАР происходит существенная перестройка анатомической структуры, которая носит двоякий характер: защитные приспособительные реакции к действию высокоинтенсивного света и изменения, способствующие повышению продуктивности растений. В результате растения, сформировавшиеся в опытах, по сравнению с контрольными имеют в 2—3 раза большую фотосинтетическую продуктивность в тестирующих условиях высокого уровня ФАР.

Применение высоких уровней фотосинтетически активной радиации (ФАР), превышающих максимальный солнечный, для культивирования растительных ценозов позволяет значительно повысить их продуктивность (Тихомиров и др., 1976; Полонский, 1976). При таком культивировании растений листья верхних ярусов попадают в напряженные световые и температурные условия.

Для понимания приспособительных реакций растений на действие ФАР высокой интенсивности мы изучили некоторые анатомо-морфологические показатели, характеризующие в этих условиях листья и стебель пшеницы. Данные подобного рода в литературе отсутствуют, так как обычно исследователи имели дело с растениями, выращенными либо в поле, либо в условиях светокультуры при интенсивности ФАР не выше максимальной солнечной (Ходоренко, 1968; Леман, 1971; Шульгин, 1973).

Методика

В качестве объекта исследования использовали мягкую яровую короткостебельную пшеницу 232. Сорт 232, являющийся гибридом сортов Скала и Сонора-64, выведен Г. М. Лисовским (Гительзон и др., 1975) для условий светокультуры. Метод культивирования — гидропоника на керамзите с применением трехкратного раствора Кнопа с добавлением микроэлементов. Пшеницу культивировали при концентрации CO₂ 0.4—0.9% в герметизируемом вегетационном шкафу с посевной площадью 0.25 м² (Полонский, 1976). Непрерывное освещение осуществлялось 6-киловаттной ксеноновой лампой с водяным охлаждением — ДКСТВ-6000.

В контроле растения получали, начиная с фазы всходов, ФАР интенсивностью 100 Вт/м², затем по мере их роста интенсивность ФАР постепенно увеличивали к фазе цветения до 250 Вт/м² и поддерживали на таком уровне до конца вегетации. В опытах применяли следующие световые режимы: с фазы всходов до 11—12 суток (третий этап органогенеза, по Ф. М. Куперман) давали около 800 Вт/м² ФАР, в дальнейшем интенсивность ее по вариантам составляла 700, 900, 1200 и 1600 Вт/м² (соответственно опытные варианты 1, 2, 3 и 4). В варианте 4 ФАР интенсивностью 1600 Вт/м² использовали растения с 17-суточного возраста, а в возрасте с 12 до 17 суток получали облучение в 1200 Вт/м². Температуру воздуха в опытах поддерживали на уровне 20—21°, в контроле температура воздуха была около 24°, что обеспечивало почти такие же темпы развития растений, как и в условиях опытов. Густота стояния растений во всех вариантах была 2000 шт./м².

Для изучения анатомической структуры листовой пластинки делали поперечные срезы в ее средней части у одновозрастных полностью развитых листьев с помощью бритвы от руки. Под микроскопом МБИ-3 проводили измерения толщины листа, высоты клеток эпидермы, подсчитывали число слоев клеток мезофилла. Эти операции выполняли на участке листа между двумя соседними проводящими пучками. Количество устьиц и их размер определяли при помощи коллодиевых отпечатков, которые делались в средней трети листовой пластинки. Площадь листовой пластинки определяли весовым способом.

При изучении строения стебля пшеницы делали поперечные срезы бритвой на расстоянии 1 см от колоса, как это принято в работах по изучению поперечного сечения флоэмы у злаков (Evans et al., 1970). Под микроскопом подсчитывали число больших (внутренних) проводящих пучков, определяли площадь участка флоэмы и размер сосудов ксилемы в этих пучках.

В каждом варианте опыта отпечатки листьев по ярусам делали у трех растений и подсчитывали по 10 устьиц на каждом из этих отпечатков. Для выполнения срезов листьев и стеблей брали по 5 растений и на каждом срезе делали по 5 замеров. Размеры листовых пластинок определяли в среднем для 6—8 растений, площадь листьев — у 2—4 растений.

Результаты и обсуждение

В табл. 1 представлена характеристика морфологических признаков листьев пшеницы в зависимости от уровня ФАР. С увеличением облученности у листьев почти всех ярусов отмечается тенденция к уменьшению длины листовой пластинки. При этом для двух самых верхних ярусов листьев получены достоверные различия (1% уровень значимости) только между контролем и вариантом 4. Величины площади листьев растений в контроле и в вариантах 1 и 3 мало отличаются. Достоверные различия (1% уровень значимости) для площади двух самых верхних листьев наблюдаются между контролем и опытным вариантом 4. Поскольку эти два верхних листа растений в варианте 4 формировались при интенсивности ФАР 1600 Вт/м², можно сказать, что такой уровень облученности является чрезмерным для роста и формирования листовых пластинок пшеницы.

Свет высокой интенсивности оказывает значительное влияние на анатомическую структуру и морфологические признаки листьев (рис. 1, табл. 1). При повышении уровня ФАР достоверно (1% уровень значимости) увеличиваются толщина листовой пластинки, высота клеток эпидермы, количество слоев клеток мезофилла. При этом размер клеток мезофилла почти не изменяется.

Увеличение высоты слоя клеток эпидермы приводит к некоторому ослаблению высокоинтенсивного света (видимо, в результате его отражения и рассеяния) (Илькун, 1966). Кроме того, более толстый слой клеток эпидермы может способствовать защите растения от чрезмерного испарения воды (Мирославов, 1962).

ТАБЛИЦА 1

Анатомо-морфологическая характеристика листьев пшеницы 232
при различных световых условиях культивирования

Показатель	Ярус листа	Контроль	Опыты		
			вариант 1	вариант 3	вариант 4
Длина листовой пластинки, см	1	12.3±0.2	—	11.3±0.1	10.8±1.7
	2	18.6±0.4	—	14.9±0.6	13.9±0.4
	3	18.6±1.4	17.3±1.2	16.1±0.9	15.1±0.2
	4	18.2±1.0	16.9±1.2	17.5±0.6	16.6±1.1
	5	20.2±0.5	17.5±0.4	18.0±0.4	16.3±0.6
	6	19.6±0.9	18.4±0.2	20.6±0.6	14.7±0.3
Площадь листовой пластинки, см ²	1	6.4±0.1	—	—	5.2±1.2
	2	8.4±0.5	—	—	6.7±0.8
	3	10.4±1.3	13.7±0.4	13.0±0.8	9.4±1.0
	4	13.1±1.3	13.8±1.5	15.1±0.3	—
	5	17.2±0.1	15.3±0.9	17.1±1.6	12.9±0.7
	6	18.7±0.6	17.8±0.9	16.8±2.0	11.6±0.5
Усредненная толщина листа, мкм	6	126.5±6.2	161.7±7.9	190.0±7.3	261.0±10.0
Усредненная высота одного слоя клеток эпидермы, мкм	6	20.9±1.0	31.4±0.9	35.0±2.1	—
Число слоев клеток мезофилла	6	3.0±0.05	3.6±0.11	4.0±0.04	—
Высота клетки мезофилла, мкм	6	19.0±4.3	19.0±3.4	23.1±4.1	—
Удельная плотность листа, мг/дм ²	Верхний (возраст 26—28 суток)	308	394	395	466

На наш взгляд, образование дополнительного слоя клеток мезофилла в листовых пластинках пшеницы в опытных вариантах по сравнению с контролем происходит вследствие усиленного фотосинтеза и накопления ассимилятов в листьях, т. е. в результате субстратного действия света.

Известно, что при увеличении интенсивности ФАР от 90 до 220 Вт/м² количество слоев клеток палисадной паренхимы листа сои повышается от 3 до 3.5 (Ballantine, Forde, 1970). Показано, что при увеличении числа клеток мезофилла в листьях ячменя возрастает количество хлоропластов в расчете на единицу листовой поверхности (Липская, 1974), которое в свою очередь, повышая общую фотоактивную поверхность листьев, способствует увеличению интенсивности фотосинтеза и конечной продуктивности растений (Липская, 1974; Порохневич, 1974).

С изменением анатомической структуры листьев тесно связан показатель удельной плотности листа, который возрастает при увеличении интенсивности ФАР (табл. 1). Увеличение значения удельной плотности листа связано с повышением количества слоев клеток мезофилла. По Вильсону и Куперу (Wilson, Cooper, 1969), величина удельной плотности листа положительно коррелирует с интенсивностью фотосинтеза, если увеличение первой сопряжено с повышением количества слоев клеток мезофилла. В наших экспериментах лист пшеницы, выращенной при высоком уровне ФАР, при большей величине удельной плотности и большем числе слоев клеток мезофилла должен иметь более высокую фотосинтетическую активность, чем контрольный (при сравнении их в одинаковых условиях высокой интенсивности ФАР).

Для листьев пшеницы, культивируемой при высоких облученностях, характерны достоверные (1% уровень значимости) изменения количества устьиц (табл. 2), при этом размер устьичной щели не уменьшается (за исключением варианта 1). Большое число устьиц на единицу листовой поверхности у растений опытных вариантов имеет важное значение для

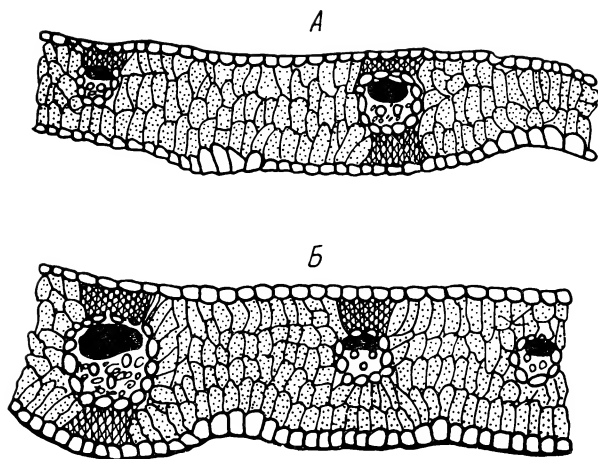


Рис. 1. Схема поперечного среза листа пшеницы, выращенной в условиях контроля (А) и опытного варианта 3 (В).

интенсификации фотосинтетического газообмена и охлаждения листьев путем транспирации.

Как показано на рис. 2 и в табл. 3, при увеличении интенсивности ФАР наблюдается также усиление мощности проводящих пучков в солоmine пшеницы: достоверно (1 и 5% уровни значимости) возрастают количество больших проводящих пучков и общая площадь участка флоэмы на срезе. Как тенденция отмечается повышение общей площади сосудов

ТАБЛИЦА 2

Характеристика устьичного аппарата листьев пшеницы 232 в зависимости от световых условий культивирования

Показатель	Ярус листа	Контроль	Опыты		
			вариант 1	вариант 3	вариант 4
Количество устьиц в поле зрения микроскопа	4	14.0 ± 0.4	19.4 ± 0.8	18.3 ± 0.5	—
	5	15.5 ± 0.4	18.4 ± 0.3	26.4 ± 0.5	19.7 ± 0.4
	6	20.4 ± 0.4	23.8 ± 0.4	23.7 ± 0.4	27.6 ± 0.6
Длина устьичной щели, мкм	4	33.2 ± 0.2	28.9 ± 0.2	40.9 ± 0.4	—
	5	32.7 ± 0.4	29.5 ± 0.04	38.2 ± 0.8	40.6 ± 0.5
	6	29.8 ± 0.3	30.4 ± 0.4	37.6 ± 0.7	36.4 ± 1.2

ТАБЛИЦА 3

Влияние интенсивности ФАР на анатомическое строение стебля растений пшеницы 232 (поперечный срез верхнего междоузлия)

Вариант	Диаметр стебля в месте среза, мм	Количество больших проводящих пучков на срезе	В одном большом проводящем пучке		Общая площадь на срезе, тыс. мкм ²	
			диаметр сосудов ксилемы, мкм	площадь флоэмы, тыс. мкм ²	ксилемы	флоэмы
Контроль	1.5 ± 0.04	15.2 ± 0.8	25.5 ± 0.7	1.7 ± 0.09	22.6 ± 2.8	25.8 ± 1.9
1	1.8 ± 0.07	20.0 ± 1.1	26.6 ± 0.6	2.5 ± 0.3	33.2 ± 2.1	50.0 ± 5.6
2	1.9 ± 0.05	17.6 ± 0.4	25.6 ± 0.7	2.5 ± 0.1	28.3 ± 2.6	44.5 ± 1.7
3	2.1 ± 0.09	22.0 ± 0.5	27.1 ± 0.9	2.8 ± 0.09	38.1 ± 3.1	60.3 ± 1.5
4	—	20.0 ± 0.8	27.8 ± 0.8	—	36.8 ± 2.2	—

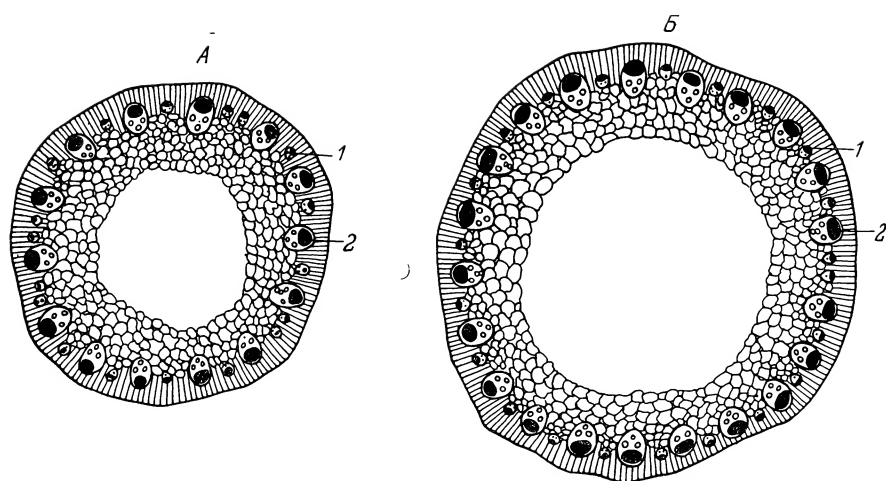


Рис. 2. Схема поперечного среза стебля пшеницы, выращенной в тех же условиях.

А, Б — то же, что на рис. 1.
1 — малый проводящий пучок, 2 — большой (внутренний) проводящий пучок. В пучках черным показаны участки флоэмы.

ксилемы на поперечном срезе стебля. Более мощное развитие флоэмы в стебле пшеницы обеспечивает возможность повышения оттока органических веществ из листьев к колосу. В результате у опытных растений потенциальная возможность более высокого урожая зерна (в тестирующих условиях высокой интенсивности ФАР) несомненно выше, чем у контрольных.

Для сравнения фотосинтетической активности растений пшеницы, сформированных в различных световых условиях, был проведен следующий эксперимент. Растения со времени появления всходов выращивали при контрольном уровне облученности и затем либо в возрасте 13, либо 17 суток (соответственно варианты 5 и 6) выставляли в условия освещения опытного варианта 3 (1200 Вт/м^2). Сравнение фотосинтетической активности растений пшеницы вариантов 5 и 6 с контролем и вариантом 3 проводили косвенно — по интенсивности накопления абсолютно сухой биомассы в условиях высокого уровня ФАР за одинаковый промежуток времени — с 17- до 29-суточного возраста (с фазы начала выхода в трубку до начала колошения в большинстве вариантов). К началу этого тестирующего временного промежутка растения всех вариантов имели по четыре развитых листа, из которых все были сформированы либо при высокой интенсивности ФАР (вариант 3), либо при низкой (вариант 6 и контроль), либо только четвертый лист сформирован при высокой интенсивности ФАР, а три первых при низкой (вариант 5).

Результаты, представленные в табл. 4, позволяют заключить, что растения, сформированные в условиях контроля при сравнительно низ-

ТАБЛИЦА 4

Сравнительная оценка активности фотосинтетического аппарата пшеницы 232, сформированной в различных световых условиях (по скорости накопления надземной части биомассы в расчете на одно растение)

Вариант	Абсолютно сухой вес надземной части растения, г		Абсолютная скорость роста, г/сут.	Относительная скорость роста, %
	в возрасте 17 суток	в возрасте 29 суток	за период вегетации 17—29 суток	
Контроль	0.13 ± 0.01	0.5 ± 0.06	0.03	246.2
6	0.13 ± 0.01	0.6 ± 0.02	0.04	384.6
5	0.14 ± 0.01	0.9 ± 0.01	0.06	528.6
3	0.35 ± 0.03	1.9 ± 0.01	0.13	428.6

кой интенсивности ФАР и переведенные в условия высокого уровня облученности, менее интенсивно накапливают биомассу; при этом их фотосинтетическая активность тем ниже, чем в более позднюю фазу развития они были переведены в тестирующие условия высокой интенсивности ФАР. Это объясняется, вероятно, тем, что структура фотосинтетического аппарата и проводящих пучков стебля, сформированная в условиях контроля, либо уже совсем не может перестроиться при высокой интенсивности ФАР, либо перестраивается в течение очень длительного времени и не позволяет обеспечить высокий уровень фотосинтеза и образовать значительную биомассу.

Таким образом, высокая интенсивность ФАР вызывает значительные перестройки морфологической и анатомической структур растений, происходящие под влиянием изменившихся метаболических процессов, в первую очередь интенсивности фотосинтеза.

Анатомо-морфологические изменения структуры листьев и стебля пшеницы имеют двоякий характер. Во-первых, это приспособительные реакции растений, направленные на защиту организма от повреждающего действия высокоинтенсивного света и связанного с ним напряженного теплового режима: образование более высокого слоя клеток эпидермы в листовых пластинках, увеличение общей площади поперечного сечения сосудов ксилемы в солоmine и числа устьиц. Во-вторых, это являющиеся следствием повышения интенсивности фотосинтеза перестройки анатомической структуры листьев и стебля, которые способствуют большему накоплению биомассы растением: увеличение числа слоев клеток мезофилла, повышение величины удельной плотности листа, увеличение числа устьиц, а также площади поперечного сечения флоэмы в стебле. То, что в основе приспособления растений к факторам внешней среды лежит принцип максимальной в данных условиях продуктивности, показано в литературе (Тооминг, 1972).

Формирование оптимальной структуры листьев и стебля в условиях высокой интенсивности ФАР создает потенциальную возможность получения более высокого урожая по сравнению с контрольными растениями, которая и реализуется в условиях высокого уровня облученности.

ЛИТЕРАТУРА

- Г и т е л ь з о н И. И., Б. Г. К о в р о в, Г. М. Л и с о в с к и й, Ю. Н. О к л а д н и к о в, М. С. Р е р б е р г, Ф. Я. С и д ь к о, И. А. Т е р с к о в. (1975). Экспериментальные экологические системы, включающие человека. Проблемы космической биологии, 28. — И л ь к у н Г. М. (1966). Энергетический обмен растений со средой и его физиологическая роль. Автореф. докт. дисс. Киев. — Л е м а н В. М. (1971). Культура растений при электрическом свете. — Л и п с к а я Г. А. (1974). Адаптационные изменения физиологических параметров листьев и продуктивность растений ячменя в условиях действия и последействия кобальтовых микродобровений в почве. В кн.: Продуктивность наземных фотосинтезирующих систем в экстремальных условиях. Тез. докл. Всес. симп. Улан-Удэ. — М и р о с л а в о в Е. А. (1962). Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков. Бот. ж., 47, 9. — П о л о н с к и й В. И. (1976). Вегетационный шкаф для опытов с растениями при высоких интенсивностях ФАР. В кн.: Оснащение селекционных центров светотехническим оборудованием. Матер. I Всес. науч.-техн. совещания. Шортанды. — П о р о х о в и ч Н. В. (1974). Зависимость между изменением физиолого-биохимических и структурных характеристик пластидного аппарата листьев и продуктивность растений в экстремальных условиях снабжения микроэлементами. В кн.: Продуктивность наземных фотосинтезирующих систем в экстремальных условиях. Тез. докл. Всес. симп. Улан-Удэ. — Т и х о м и р о в А. А., И. Г. З о л о т у х и н, Ф. Я. С и д ь к о. (1976). Влияние световых режимов на продуктивность и качество урожая редиса. Физиол. раст., 23, 3. — Т о о м и н г Х. (1972). Радиационный режим и продуктивность растительного покрова. Автореф. докт. дисс. Таллин. — Х о д о р е н к о Л. А. (1968). Фотосинтезирующий аппарат некоторых культурных растений в условиях различного светового режима. Автореф. канд. дисс. Минск. — Ш у л ь г и н И. А. (1973). Растение и солнце. — B a l l a n t i n e J. E. M., B. J. F o r d e. (1970). The effect of light intensity and temperature on plant growth and chloroplast ultrastructure in soybean. Amer. J. Bot., 57, 10. — E v a n s L. T., R. L. D u n s t o n e, H. M. R a w s o n, R. F. W i l l i a m s. (1970). The phloem of the wheat stem in relation to requirement for assimilate by the ear. Austr. J. Biol. Sci., 23, 4. — W i l s o n D., J. P. C o o p e r.

О. Б. Михалевская

О РОЛИ ОБКЛАДКИ ПРОВОДЯЩИХ ПУЧКОВ В ЛИСТЬЯХ *ZEА MAYS* L. (POACEAE)

O. B. MIKHAEVSKAYA. ON THE ROLE OF VASCULAR BUNDLE SHEATH
IN THE LEAVES OF *ZEА MAYS* L. (POACEAE)

Приведены новые факты в подтверждение высказанной В. Г. Александровым в 1924 г. гипотезы о транспортной функции клеток обкладки проводящих пучков листьев растений с высокой продуктивностью транспирации и корончатым типом строения листьев. При заражении *Ustilago maydis* (DC.) Sda. листьев *Zea mays* клетки обкладки проводящих пучков переполняются крахмалом и разрастание мицелия паразита происходит главным образом по этим же клеткам.

Кукуруза — один из наиболее изученных представителей C_4 -растений, осуществляющих так называемый кооперативный фотосинтез, который характеризуется высокой продуктивностью (Баславская, 1974; Карпилов, 1974). Все C_4 -растения имеют своеобразный тип анатомического строения листьев, получивший название корончатого благодаря хорошо развитой паренхимной обкладке вокруг проводящих пучков и особому расположению клеток мезофилла. Хлоропласты клеток мезофилла и обкладки различаются по своим функциям в фотосинтезе и по составу ферментных систем, участвующих в ассимиляции CO_2 (Карпилов и др., 1974). Имеются также различия в ультраструктуре этих хлоропластов (Laetsch, 1969), особенно ярко выраженные у кукурузы (Силаева, 1973; Силаева и др., 1974).

Помимо высокой продуктивности фотосинтеза, растения с корончатым типом строения листьев, и в их числе кукуруза, характеризуются также высокой продуктивностью транспирации. Это показано в вегетационных опытах, проведенных под руководством и при участии Н. А. Максимова в Тифлисском ботаническом саду в начале 20-х годов. В. Г. Александров (1924), исследовавший анатомию листьев ряда видов (*Zea mays* L., *Atriplex laciniata* L., *Amaranthus retroflexus* L., *Helianthus annuus* L., *Bromus tectorum* L. и др.), показал тесную связь высокой продуктивности транспирации с наличием паренхимной обкладки вокруг проводящих пучков листьев. Затем у многих из этих видов (кукуруза не была исследована) была обнаружена способность к накоплению крахмала в клетках обкладки и показан суточный ход изменений его содержания (Александров и др., 1926). Александров высказал предположение о наличии у клеток обкладки транспортной функции, обеспечивающей перенос ассимилятов из всех клеток листа в проводящую систему растения. Быстрое отведение ассимилятов из листа, к которому должны быть наиболее приспособлены клетки обкладки листьев с корончатым типом строения, способствует, по его мнению, увеличению скорости ассимиляции.

В последние годы все более выясняется большая роль паренхимных клеток флоэмы в транспорте метаболитов (Курсанов, 1973, 1976). Оказалось, что транспорт ассимилятов из мезофилла листа во флоэму у C_4 -растений идет быстрее, чем у C_3 -растений (Курсанов, 1976). Это подтверждает гипотезу Александрова о транспортной функции клеток обкладки, которые часто непосредственно контактируют с проводящими элементами флоэмы. Можно предположить, что у C_4 -растений транспортная функция

обкладки сочетается с участием ее хлоропластов в кооперативном фотосинтезе.¹ Возможно, что именно ее клетки участвуют в работе того аппарата, «который осуществляет в листе важную функцию перемещения, концентрирования и преобразования ассимилятов, предназначенных для далекого транспорта» (Курсанов, 1973). В свете этих соображений своеобразие хлоропластов обкладки в листьях кукурузы, у которых установлено отсутствие гран и преимущественное развитие первой фотосистемы, способной поглощать более длинноволновую радиацию и использовать ее в процессах циклического фотофосфорилирования (Карпилов, 1974; Силаева и др., 1974), может иметь еще одно объяснение. А именно, их особенности могут быть связаны не только с кооперативным фотосинтезом, но и с участием в обеспечении энергией АТФ транспорта углеводов в проводящую систему листа. У C_4 -растений значение транспортной функции обкладки может быть особенно важным, так как у них весь синтез углеводов из ассимилированной листьями CO_2 сосредоточен в хлоропластах обкладки. А поскольку перегрузка фотосинтезирующих клеток ассимилятами снижает скорость фотосинтеза, эффективная разгрузка хлоропластов и клеток обкладки от синтезированных углеводов необходима для поддержания высокого уровня фотосинтеза всего листа. Вполне возможно, что исчезновение гран в хлоропластах обкладки у ряда представителей C_4 -растений связано с усилением ее транспортной функции.

Ниже мы приводим некоторые данные для доказательства наличия транспортной функции у клеток обкладки в листьях кукурузы, которые нам удалось наблюдать при исследовании этого растения, зараженного возбудителем пузырчатой головни *Ustilago maydis* (DC.) Cda. При пузырчатой головне у кукурузы наблюдается патологический рост, приводящий к развитию новообразований на различных органах, в том числе на листьях. Мы провели сравнительное гистохимическое исследование нормальных и патологически измененных тканей кукурузы. Установлено, что одной из характерных особенностей тканей растущих патологических новообразований является высокое содержание крахмала (Арциховская, Михалевская, 1967). При образовании листовых галлов характерно наличие крахмала не только в их ткани, но и в соседних участках листа. В них крахмал накапливался только в клетках обкладки проводящих пучков, но не в клетках мезофилла. После обработки раствором Люголя лист под микроскопом при малом увеличении выглядел как бы исчерченный темными полосами. Каждая такая полоса представляла собой проводящий пучок с паренхимной обкладкой, клетки которой были сплошь забиты крахмальными зернами (см. таблицу, А, вклейка). Накопление крахмала в клетках обкладки обычно наблюдается у кукурузы и в норме. Однако клетки зараженных растений, как правило, содержали больше крахмала, чем контрольные (незараженные), и именно в тех листьях, где присутствовал мицелий гриба. При микроскопическом исследовании листьев двухнедельных растений, выращенных на подоконнике в лаборатории при недостаточном освещении, крахмал в обкладках листовых жилок обнаруживался значительно чаще у зараженных растений. У 2 исследованных незараженных растений он был найден на 2 из 38 срезов (5%), взятых с разных листьев. У 9 исследованных зараженных растений он был обнаружен на 36 из 181 (20%) срезов с аналогичных листьев. При этом у незараженных растений он встречался чаще во влагалищах, чем в листовых пластинках. У зараженных же растений обкладки жилок листовых пластинок на участках, прилегающих к листовым галлам, часто были забиты крахмалом (см. таблицу, В). Накопление крахмала в клетках обкладок происходило не только, когда на листе развивался галл, но и даже тогда, когда галла не было, однако мицелий присутствовал в тканях листа. Особенно много мицелия мы наблюдали у зараженных проростков в пластинке первого листа, на которой почти никогда не было

¹ Фотосинтез, при котором сочетаются C_3 - и C_4 -пути ассимиляции CO_2 (Карпилов, 1974).

галлов. Мицелий разрастался здесь главным образом в клетках обкладки (см. таблицу, В); эти же клетки обычно были переполнены крахмалом.

Накопление крахмала в листьях с мицелием объясняется, вероятно, особым атрагирующим действием последнего, сходным с действием цитокининов. Такое влияние мицелия на ткани кукурузы имеет для паразита большое значение, обеспечивая приток к нему питательных веществ. Подобное действие мицелия известно и для других паразитических грибов, когда в тканях растения-хозяина наблюдается накопление углеводов вокруг очага заражения (Гойман, 1954). Разрастание мицелия в листе вызывает задержку оттока ассимилятов и накопление крахмала в клетках обкладки. Это накопление носит локальный характер и происходит только в тех листьях, где имеется мицелий паразита. В целом же больные растения обычно обеднены углеводами по сравнению со здоровыми.

Преимущественное разрастание мицелия в клетках обкладки может быть связано с тем, что именно в этих клетках повышена концентрация углеводов. В клетках мезофилла условия питания для мицелия, вероятно, менее благоприятны. Обкладка представляет собой как бы «воронку», в которую собираются C_4 -ассимиляты из клеток мезофилла. В ней они превращаются в углеводы, которые затем транспортируются в проводящую систему. Когда транспорт углеводов в проводящие пучки заторможен, что и бывает при наличии мицелия, углеводы скапливаются в обкладке в виде крахмала. Роль обкладки как резервуара углеводов создает возможности для ее разрастания. В ней часто происходит усиленное размножение клеток. К. Эсау (Esau, 1943) отмечает широкие гистогенетические возможности обкладки проводящих пучков кукурузы. Она показала, что в зонах интеркалярного роста побега обкладка проводящих пучков усиленно разрастается; здесь происходит заложение новых проводящих пучков. Поэтому неудивительно, что обкладка играет ведущую роль и при патологическом разрастании листа у кукурузы, зараженной *Ustilago maydis*, как это описано Г. С. Ландсбергом (1974).

Таким образом, изложенные выше факты подтверждают гипотезу, высказанную В. Г. Александровым в 1924 г. о транспортной функции клеток паренхимной обкладки листовых жилок у растений с корончатым типом строения листьев.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. (1924). Об одной из вероятных причин высокой продуктивности транспирации. Материалы к анализу продуктивности транспирации. Науч.-агроном. ж., 11. — Александров В. Г., А. С. Тимофеева, К. Е. Шакая, М. А. Шанидзе. (1926). О суточных изменениях содержания крахмала в листьях, имеющих вокруг мелких жилок резко выраженную паренхимную обкладку. Ж. русск. бот. общ., 11, 1—2. — Арциховская Е. В., О. Б. Михалевская. (1967). Сравнительное гистохимическое изучение тканей кукурузы, пораженной пузырчатой головней. Докл. ВАСХНИЛ, 5. — Баславская С. С. (1974). Фотосинтез (избранные главы по физиологии и биохимии процесса). — Гойман Э. (1954). Инфекционные болезни растений. — Карпилов Ю. С. (1974). Эволюция фотосинтеза кукурузы. В кн.: Фотосинтез кукурузы. Пушино-на-Оке. — Карпилов Ю. С., О. Г. Малышев, В. М. Персанов, Л. Г. Кузнецова. (1974). Фотосинтетический углеродный метаболизм листьев кукурузы. В кн.: Фотосинтез кукурузы. Пушино-на-Оке. — Курсанов А. Л. (1973). Транспорт метаболитов и физиология целого растения. Изв. АН СССР, сер. биол., 4. — Курсанов А. Л. (1976). Транспорт ассимилятов в растении. — Ландсберг Г. С. (1974). Локализованный галлогенез, вызываемый *Ustilago maydis* (DC.) Cda. у *Zea mays* L. в условиях искусственного заражения. Канд. дисс., БИН АН СССР, Л. — Силаева А. М. (1973). Сравнительное исследование структуры двух типов хлоропластов кукурузы. ДАН СССР, 211, 6. — Силаева А. М., М. С. Гамаюнова, М. Ю. Григора. (1974). Структурные и функциональные особенности фотосинтетических мембран хлоропластов кукурузы. В кн.: Фотосинтез кукурузы. Пушино-на-Оке. — Esau K. (1943). Ontogeny of the vascular bundle in *Zea mays* L. Hilgardia, 15, 3. — Laetsch W. M. (1969). Relationship between chloroplast structure and photosynthetic carbon fixation pathways. Sci. Prog., 57, 227.

Московский
государственный педагогический институт
им. В. И. Ленина.

Получено 14 V 1976.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 582.37 (99)

Л. И. Савич-Любичкая

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ ВОСТОЧНОЙ АНТАРКТИДЫ

L. I. SAVICH-LYUBITSKAYA. LEAFY MOSSES OF EASTERN ANTARCTIC REGION

Исходя из материалов обработки антарктических мхов сборов советских антарктических экспедиций 1955—1965 гг., опубликованных автором ранее, дается характеристика распределения важнейших листостебельных мхов в Восточной Антарктиде. На основе изучения приспособляемости мхов к условиям произрастания выявлены особенности их строения и жизнедеятельности.

В связи с III Международным геофизическим годом с 1956 г. началось планомерное всестороннее изучение советскими учеными — участниками советских антарктических экспедиций — Восточной Антарктиды, в том числе и ее растительности.

Крайняя суровость климата Восточной Антарктиды — низкая температура воздуха даже летом, отсутствие жидких осадков, сильные ветры — не благоприятствуют развитию здесь растительности.

Листостебельные мхи Западной Антарктиды известны по работам иностранных ученых, в то время как мхи Восточной Антарктиды оставались еще мало изученными.

Как известно, листостебельные мхи *Musci* относятся к отделу мохообразных (*Bryophyta*), которые начинают собой большую группу высших растений — архегониатов (*Archegoniatae*). Листостебельные мхи в Восточной Антарктиде — единственные представители высших растений, тогда как в Западной Антарктиде с ее более мягким климатом растут два вида злаков и один вид семейства гвоздичных (Марков и др., 1968). В Антарктиде, кроме мхов, произрастают водоросли, лишайники и грибы: в Восточной, по данным М. М. Голлербаха (Голлербах, Сыроечковский, 1958), — микроскопические, а в Западной, кроме них, — еще и шляпочные (в тех же местах, где и сосудистые растения). Присутствуют здесь и бактерии.

Сборы мхов советских антарктических экспедиций поступали в Арктический и Антарктический научно-исследовательский институт, откуда передавались для научной обработки в сектор мхов Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (б. зав. сектором Л. И. Савич-Любичкая).

В сборах мхов в Восточной Антарктиде с 1956 по 1965 г. принимали участие 25 ученых разных специальностей, большей частью собиравшие мхи попутно, в процессе своих специальных исследований. Сборы проводились в суровых условиях, нередко в труднодоступных местах. В результате был получен ценный материал для познания бриофлоры Восточной Антарктиды.

Наиболее плодотворными были сборы мхов двух первых советских антарктических экспедиций — 1955—1957 гг. Из них следует отметить сборы географа Е. С. Короткевича, исследования которого за эти два и последующие годы охватили всю береговую линию от 11°20' до 110°38' в. д.: им посещались оазисы Бангера и Гирсона в 1956—1957 гг. и оазис Ширмахера — в 1960 г.

М. М. Голлербах, член Второй советской антарктической экспедиции, наряду со специальными исследованиями по водорослям собирал в районе работ экспедиции также и другие споровые растения, в том числе и мхи. Нередко им производились сборы мхов одного и того же вида с разных мест обитания и в разное время (которые были затем достаточно полно этикетированы), что давало сведения об экологии и изменчивости отдельных видов.

Мхи были определены Л. И. Савич-Любичкой при участии З. Н. Смирновой. В результате обработки мхов на протяжении 1959—1972 гг. было опубликовано 15 статей. Следует отметить, что обработка мхов производилась выборочно, по видам в целях более полного выяснения вопросов их систематики, экологии, биологии и распространения, поэтому материал настоящей статьи относится не ко всем сборам мхов за указанный период, а только к тем, данные по которым были опубликованы.

Выражаю глубокую благодарность Р. Н. Шлякову за просмотр моей работы и ценные указания, а также за помощь в оформлении ее к печати.

1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ В ВОСТОЧНОЙ АНТАРКТИДЕ¹

Нами даются очерки наиболее исследованных и характерных мест сборов мхов — оазисов Ширмахера, Бангера и Гирсона, о. Хасуэлл и горы Гаусс (Гауссберг) с первым описанием произрастающих там мхов.

При составлении очерков в основном использовались работы К. К. Маркова, В. И. Бардина, М. М. Голлербаха и Е. И. Сыроечковского.

Коллекторы — члены советских антарктических экспедиций 1956—1965 гг. — следующие: В. И. Бардин — II 1957, II 1961; М. Е. Виноградов — III 1957; П. С. Воронов — II 1959; О. С. Вялов — I, II, 1956; В. В. Галеев — II 1957; М. М. Голлербах — I—III 1957; Л. Д. Долгушин — I 1957; С. А. Евтеев — II 1957; С. А. Ерохов — II 1957; А. В. Живаго — I 1957; В. В. Кондратьев — II 1957; В. Г. Коновалов — II 1957, I и XI 1960, III 1961, XII 1963, II 1964, 1965; Е. С. Короткевич — I 1957; Е. С. Короткевич — I, III, X, XII 1956, I—III, X, 1957, IV и XII 1960, II и III 1961; О. А. Куксин — I 1957; А. П. Лисицин — I 1957; К. К. Марков — I 1956, II и III 1957; И. М. Модель — X 1957; Г. И. Пашенко — II 1957; Сергеев — II 1957; И. М. Симонов — II 1957, I и II 1962, I 1963, II и VII 1965; С. А. Смирнов — II 1957; Д. С. Соловьев — II 1957; В. И. Федотов — I 1961; Е. И. Чернов — X 1956.

Листостебельные мхи Восточной Антарктиды по материалам, обработанным и опубликованным в работах Л. И. Савич-Любичкой и З. Н. Смирновой, представлены одиннадцатью видами, относящимися к 8 родам и 5 семействам: *Pottiaceae* — *Pottia heimii* Hedw. var. *brevinervis* L. Sav. et Z. Smirn. (1963b, 1965b); *Trichostomaceae* — *Sarconeurum glaciale* (C. Muell.) Card. et Bryhn (1962, 1964b); *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen var. *antarcticum* L. Sav. et Z. Smirn. (1963a); *Grimmiaceae* — *Schistidium antarcticum* (Card.) L. Sav. et Z. Smirn. (1965a), *Grimmia plagiopodia* Hedw. var. *antarctica* Bartr. (1970b), *G. doniana* Sm. (1970a); *Bryaceae* — *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. (1971), *Bryum argenteum* Hedw. (1964b), *B. algens* Card. (1972), *B. korotkeviciae* L. Sav. et Z. Smirn. (1959), включая var. *hollerbachii* L. Sav. et Z. Smirn. (1960); *Plagiotheciaceae* — *Plagiothecium simonovii* L. Sav. et Z. Smirn. (1964a).

Описания этих видов и разновидностей на основе многолетнего изучения семейств² и родов в пределах СССР (Савич-Любичкая, 1970) составлены при участии З. Н. Смирновой.

О а з и с Ш и р м а х е р а (70°45' ю. ш. и 11°20' в. д., Берег

¹ Географические названия приведены по данным коллекторов, упомянутых в статье.

² Семейство *Grimmiaceae* составлено совместно с З. Н. Смирновой.

Принцессы Астрид (Земля Королевы Мод) занимает площадь в 23 км² и является самым малым из оазисов Восточной Антарктиды. Рельеф его мелкосопочный с обилием замкнутых котловин и долин, что способствовало образованию озер. Основные породы — сильно дислоцированные разновидности различных гнейсов и кристаллические сланцы (Коновалов, 1962). В оазисе имеется свыше 50 озер, преимущественно ледникового происхождения. В одном из них — оз. Глубоком — на глубине 32 м растет мох *Plagiothecium simonovii*. В ущелье на склоне северной экспозиции произрастает *Bryum algens*. На берегу озера с неустойчивым уровнем воды растет скальный мох *Schistidium antarcticum*, угнетенные дерновинки которого уплотнены и заросли лишайниками. Другой скальный вид — *Grimmia doniana* — найден на горе.

Бедность видового состава мхов на суше (3 вида) и немногочисленность их местонахождений (4), возможно, объясняются тем, что оазис Ширмахера поздно освободился ото льда (Марков и др., 1968).

Остров Хасуэлл (66°31' ю. ш. и 93° 00' в. д.) — один из семнадцати небольших скалистых островов архипелага, находящегося около пос. Мирный (научная станция Мирный), на Берегу Правды. О. Хасуэлл — наиболее крупный, площадь его около 1 км², а высота — до 100 м над ур. м. Он сложен гранитами и гранитогнейсами. Берега острова в основном крутые и обрывистые, здесь обитают и гнездятся многочисленные морские птицы и колонии пингвинов. М. А. Глазовская (1958) установила наличие гумуса и азота в мелкоземе острова, причем под лишайниками обнаружены 9.9% гумуса и 0.33 азота, под мхами — 0.8% гумуса и 0.115 азота, что обуславливает биологическую активность мелкозема. Заключение о биологической активности мелкозема с о. Хасуэлл подтверждается исследованиями В. Ф. Купревича и др. (1959). На основании биохимического изучения грунтов, почв и лишайников, взятых преимущественно с о. Хасуэлл и в оазисе Бангера, выяснилось, что наибольшей биологической активностью обладает мелкозем с о. Хасуэлл, удобренный пометом птиц, с обилием синезеленых водорослей или с зеленой водорослью *Prasiola*, богатой азотом. Авторы отмечают, что биологическая активность мелкозема присуща лишь незначительным участкам указанной территории.

На о. Хасуэлл преобладает *Bryum algens*. Менее распространен, но все-таки часто встречается нитрофильный *B. argenteum* var. *obtusifolium*. Оба вида обладают ломкими конечными почками стебля и ветвей, служащими для вегетативного размножения. Почки, обламываясь, часто сплошь покрывают дерновинки и легко разносятся ветром и птицами, что способствует расселению этих видов. Оба вида приспособлены к условиям жизни на острове, населенном морскими птицами и колониями пингвинов, и нередко произрастают совместно с копрофильной водорослью *Prasiola*.

Bryum algens обитает как на северных и северо-западных, так и на юго-западных и юго-восточных склонах, а также во внутренних частях острова. Наиболее характерны для него влажные места, в частности заселенные пингвинами. Здесь он часто образует ярко-зеленые дерновинки. Особенно пышного развития этот мох достигает в главной долине острова, вытянутой с востока на запад, где он произрастает сплошным плотным ковром, но встречается и по более сухим местам; нередок на мелкоземе среди скал и валунов.

Bryum argenteum var. *obtusifolium* растет на северном склоне острова в защищенных западинках на слабовлажном мелкоземе и на юго-западном и юго-восточном склонах в широких и пологих трещинах на сухом мелкоземе, у колоний пингвинов — крупными дерновинками; встречается в главной долине острова на сухих местах среди камней на мелкоземе и редко — в южной стороне долины по пологим склонам на влажном мелкоземе большими зарослями. Два других вида встречаются очень редко и в угнетенном состоянии, особенно *Sarconeurum glaciale*. Скальный *Schistidium antarcticum* приурочен к нунатакам и найден у кромки антарктического льда.

На близлежащих островах — Строителей (68°33' ю. ш. и 92°58' в. д.) и Ближнем встречается *Bryum algens*. На о. Строителей он произрастает вместе с *Pottia heimii* var. *brevinervis*, а также на гранитах среди лишайников; в ложбинке между скалами растет *Schistidium antarcticum*. На о. Ближнем у *Bryum algens*, кроме хорошо развитых побегов, имеются и угнетенные.

На Берегу Правды (Земля Вильгельма II) находится гора Гаусс — единственный в Восточной Антарктиде потухший вулкан. Он имеет почти правильную форму конуса и достигает в высоту 373 м над ур. м. Сложен вулкан базальтово-лейцитово-лавой³ и имеет уступы в разных частях. У подножия вулкана встречаются обломки, как полагают, вулканических бомб, содержащие включения самородной серы.

Bryum algens собран здесь во влажной ложбинке на южном склоне горы и на осыпи у подножия северо-западного склона.

На том же Берегу Правды (Земля Королевы Мэри) расположен низкогорно-холмистый (средняя высота около 100 м над ур. м.) о а з и с Б а н г е р а (66°18' ю. ш. и 100°65' в. д.). Это — наиболее крупный оазис, площадь которого, по данным 1962 г., 538.2 км². Он был открыт экспедицией США в 1947—1948 гг. и тогда же получил свое название.

С 1956 г. благодаря непрерывным исследованиям советских антарктических экспедиций оазис Бангера был хорошо изучен. Он располагается у края Восточно-Антарктического ледникового щита, с севера граничит с шельфовым ледником Шеклтона и многолетними припайными льдами; с юго-запада его окаймляют выводные ледники Скотта и Апфеля, а с северо-востока — выводной ледник Эдисто. Около скал находятся морские заливы, соединенные под шельфовым льдом с океаном.

По данным Н. Ф. Григорьева (приводится по Маркову и др., 1968), оазис Бангера состоит из трех частей, разделенных льдом: архипелага Хайджамп, основного массива оазиса (271 км²) и расположенных в 25 км юго-западнее холмов Обручева (50.3 км²). Рельеф оазиса мелкопоземный; породы нижнепротерозойского возраста, состоят из сильно дислоцированных кристаллических сланцев и пегматитов, прорезанных большой интрузией гранитоидов (чарнокитов) с многочисленными темными дайками долерита (Марков и др., 1968). В замкнутых котловинах много озер тектонического и ледникового происхождения. На поверхности скал и мелкозема видны следы физического выветривания — ниши, трещины, ячеи и т. п. На поверхности скал и на стенках вертикальных трещин обычно встречаются проявления химического выветривания — тонкие налеты, корки, беловатые выцветы различных солей, зеленые пятна соединений меди, глянцевитые железистые и марганцовистые корки «пустынного загара». Белые налеты солей на скалах внешней части оазиса Бангера морского происхождения. Их состав не кальциевый, а хлоридно-натриевомагниевоый. Они образуются из соленых морских брызг, заносимых штормовыми циклоническими ветрами внутрь оазиса.

Над слоем многолетней мерзлоты лежит деятельный (летом талый) слой, мощность которого увеличивается с удалением его от ледникового щита от 0.2—0.3 до 1.6 м. Большая часть поверхности мелкозема является грунтом, а не почвой, т. е. не обладает биологической активностью.

На поверхности оазиса различают структурные грунты, бугры пучения. Отмечены такие формы рельефа, как солифлюкционные террасы и термокарстовые впадины. Поверхность оазиса в течение лета свободна ото льда. Летом сильная солнечная радиация нагревает поверхность скал и воздух над ними. Лишь незначительная часть тепла идет на испарение влаги, так как поверхность оазиса очень сухая. Зимой циклонические ветры выдувают снег из оазиса, что способствует вымерзанию грунта, и снежный покров, столь необходимый для защиты мхов от вымерзания, отсутствует. Кроме того, сильные ветры, наибольшая скорость

³ По О. С. Вялову (Вялов, Сдобникова, 1961), вулкан, вероятно, верхнетретичного происхождения.

которых в оазисе Бангера равна 60 м/с, оказывают и непосредственное отрицательное действие на мхи.

Темная поверхность скал поглощает больше солнечной радиации, чем светлая снежно-белая поверхность, и значительно меньше ее отражает. Альbedo ледяной поверхности летом около 80%, а каменной — 15, т. е. в 5 раз меньше. Температура поверхности скал летом достигает +30° С (максимальная температура оазиса +32°). Абсолютные минимумы и максимумы температуры воздуха —42.6 и +9.6° С. Средняя температура поверхности на метеорологической площадке станции была положительной в течение 5 месяцев (октябрь—февраль), а в воздухе — только 2 месяца (декабрь—январь). В середине лета в течение одного месяца порода прогревалась на глубину 0.8 м до +5° С, а на глубине 2 м сохранялась отрицательная температура. Годовые колебания температуры проникают на глубину до 15 м.

Количество осадков в год для оазиса Бангера равно 201.4 мм. Среднегодовая относительная влажность воздуха равна 55 и иногда уменьшалась даже до 15%.

В оазисе Бангера имеется множество озер различных размеров и глубин; одни из них — проточные пресные, другие — бессточные соленые. Пресные озера глубиной до 2 м и более не промерзают, и подо льдом сохраняются слои сравнительно теплой воды. Летом озера обычно вскрываются. Глубокое (глубина до 135 м) пресное оз. Фигурное летом лишено покрова льда; вода нагревается до 3—5 и даже до 8°; покрывается льдом с конца февраля до конца декабря, т. е. подо льдом находится в течение 10 месяцев. Еще до вскрывания при толщине льда до 1.5 м вода озера прогревается солнечным светом сквозь толщу льда. Температура воды 3 XI 1957 повышалась от 0° у нижней поверхности льда до 2.7° на дне озера (на глубине 7 м). Летом температура воды у поверхности около 4.5°, на дне озера — около 4°; плотность воды с глубиной повышалась.

На севере оазиса Бангера находится архипелаг Хайджамп, в значительной своей части скованный льдами шельфового ледника Шеклтона. Здесь на о. Моховом, в центральной части архипелага, у выхода коренных пород среди морен и делювия, на влажном мелкоземе произрастают большими темно-зелеными зарослями *Grimmia doniana* и *Schistidium antarcticum*. Последний вид растет также на мелкоземе среди скал и на суглинке.

В первой группе мелких островов архипелага (о-ва Биогеографов), у ледника Реминхус, на влажном мелкоземе растет *Bryum algens*. Он встречается также и на о. Энергия. У ледника Реминхус на мелкоземe растет и *B. argenteum* var. *obtusifolium*.

На основном массиве оазиса Бангера наиболее распространен *Bryum algens*. Он произрастает близ о-вов Биогеографов, у выхода коренных пород, среди снежников, между скал на мелкоземe; распространен также в районе фиордов (Ближний, Южный) и на перевале между оз. Фигурным и морским заливом Рыбий Хвост на влажном мелкоземe, среди камней, а также на перевале между озерком и фиордом Ближним; на восточном берегу фиорда в 50 м от берега и в 25 км от научной станции Добровольский («Оазис»), по краям едва струящегося ручейка, с примесью *Pottia heimii* var. *brevinervis*; к северу от фиорда Южный, в русле ручейка, в месте впадения его в фиорд; на сопке, на склоне к фиорду с примесью *Bryoerythrophyllum recurvirostre* var. *antarcticum* и за фиордом (те же два вида). Кроме того, он растет к западу от научной станции Добровольский, на каменистом дне долины с ручейками и на берегах оз. Фигурного, а также у подножия Черной горки, местами среди камней на влажном мелкоземe с примесью *Pottia heimii* var. *brevinervis*. Он найден и к востоку от Черной горки, в ямах с водой или без нее. В центральной части оазиса, в долине Большого разлома, он произрастает во влажных впадинах. Этот вид отмечен и в западной части оазиса, к западу от оз. Фигурного, на влажном суглинке на моренном валу вблизи горы Аэронавтов и в 3 км к западу от озера — у горы Метеорологов, а также в западной части юж-

ного края основного массива. Он распространен и в крайней восточной зоне оазиса — вдоль кромки ледникового щита; на берегу оз. Дальского в северо-восточном углу основного массива оазиса, в зоне контакта с ледниковым щитом, на мелкоземье вместе с *Pohlia nutans*; в юго-восточном углу оазиса, в 500 м от ледникового щита, на суглинке вдоль потоков воды и на берегу озера.

Скальные мхи на основном массиве оазиса встречаются в немногих местах и в небольшом количестве.

Grimmia plagiopodia var. *antarctica* растет вблизи станции Добровольский, у Черной горки и к востоку от станции, по пути к Черной горке, местами небольшими дерновинками.

G. doniana произрастает у Черной горки, на сухих местах, среди камней на мелкоземье, вместе с *Sarconeurum glaciale*, а также в начале восточной половины южного края основного массива оазиса, на берегу оз. Буревестник, на мелкоземье.

Schistidium antarcticum встречается на склоне сопки, обращенном к фиорду Южному, в русле ручейка вблизи фиорда, вместе с *Bryum algens*, и за фиордом — вместе с *B. algens* и *Bryoerythrophyllum recurvirostre* var. *antarcticum*, а также в окрестностях научной станции Добровольский между камнями вместе с теми же двумя видами и к западу от станции на каменистом дне долины с ручейком как примесь к *B. algens*. Он произрастает также у западной части оз. Долгого или Узкого, по бокам снежника и на горе Вялова и у ее подножия.

Bryoerythrophyllum recurvirostre var. *antarcticum*, выделяясь среди других мхов своими красновато-бурыми дерновинками, встречается на основном массиве оазиса Бангера в большом количестве во влажных местах на мелкоземье, большей частью близ ручейков и в их руслах, по берегам морских заливов, фиордов и озер, в ямах, впадинах и ложбинках, на каменистом дне долины, среди камней и на склонах сопки и у их подножия. Растет часто вместе с другими мхами — *Bryum algens*, *Pottia heimii* var. *brevinervis* и *Schistidium antarcticum*.

Остальные три напочвенных ⁴ вида на основном массиве оазиса, видимо, менее распространены и собраны поэтому в небольшом количестве.

Sarconeurum glaciale, растущий раскидистыми бледно-зелеными дерновинками, встречается на берегу фиорда Южного, вблизи гнезд снежных буревестников и к северу от фиорда, на вершине сопки. На берегу фиорда, а также на северном берегу оз. Фигурного он собран близ устья ручьев, с примесью *Pohlia nutans*. К западу от научной станции Добровольский он растет на каменистом дне долины с ручейком вместе с *Bryum algens*. В крайней восточной части долины Большого разлома, у ответвления оз. Фигурного он найден в углублениях среди скал и на мелкоземье в сухих местах, вместе с лишайниками, на морене над озером.

Pohlia nutans встречается почти у самого берега фиорда, на дне боковой долины, по краям едва струящегося ручейка и в его воде, с примесью *Pottia heimii* var. *brevinervis*; в долине Семи озер, в углублении на мелкоземье; в ложбинке в восточной части побережья оз. Фигурного на мелкоземье; в северо-восточном углу основного массива оазиса, в зоне контакта с ледниковым щитом, на мелкоземье.

Bryum argenteum var. *obtusifolium* — нитрофильный вид, распространенный на о. Хасуэлл, на основном массиве оазиса Бангера отмечен лишь на низком берегу оз. Фигурного, у подножия горы Вялова, на влажном мелкоземье среди камней.

Галофит *Pottia heimii* var. *brevinervis* распространен в основном в районе фиордов. Он собран на берегу морского залива Транскрипция вместе с *Bryum algens*; на перевале между озером и фиордом Ближнем и на восточном берегу фиорда, в 50 м от берега и в 25 км от научной станции Добровольский, по краям небольшого, едва струящегося ручейка, среди

⁴ Название «напочвенные» мхи принято нами условно. В Восточной Антарктиде почвы отсутствуют и мхи растут обычно на мелкоземье.

дерновинок *Bryum algens*⁵ на склонах сопки к фиорду, близ озера, вместе с *Bryoerythrophyllum recurvirostre* var. *antarcticum* и *Schistidium antarcticum*; почти у самого берега фиорда, на дне боковой долины, по краям едва струящегося ручейка, в его воде как примесь к *Pohlia nutans*. Встречается этот вид и в районе научной станции Добровольский, в 150 м к северо-западу от ее метеостанции, у подножия сопки (30 м над ур. м.), на мелкоземе, а также на низком берегу оз. Фигурного, у подножия Черной горки, на мелкоземе среди камней, вместе с *Bryum algens*. В пресном сточном оз. Фигурном на глубине 30—36 м обширными зеленовато-буроватыми высокими зарослями произрастает *Bryum korotkeviciae*. На холмах Обручева растут на мелкоземе *Grimmia plagiopodia* var. *antarctica* и *Bryoerythrophyllum recurvirostre* var. *antarcticum*.

В 40 км к юго-западу от основного массива оазиса Бангера находится группа скал — ледник Обручева («Заснеженный оазис»). Здесь на одном из крупных центральных «островов» северо-восточной группы скал — «Холмы Озерные» — в больших количествах растет *Grimmia doniana*. Этот мох отмечен также на одном из крупных «островов» средней группы скал — «Холмы Покатые» — на мелкоземе; здесь его дерновинки покрыты черными корочками синезеленых водорослей. Вместе с ним произрастают *Schistidium antarcticum* и *Bryum algens*.

Блилежащие острова — о. Дейвид (66°28' ю. ш. и 98°58' в. д.) и о. Чугунова. На первом из них, на самой крайней южной точке, у выходов скал растут *Schistidium antarcticum* и *Bryum algens*, на втором — *Bryum algens* вместе с водорослью *Prasiola*.

О а з и с Г р и р с о н а (Берег Нокса, Земля Королевы Мэри) занимает площадь 69.6 км². Он был мало исследован и изучен. В 1956 г. (23 и 30 X) в нем побывали Е. С. Короткевич и Е. И. Чернов, которые уделили внимание и сборам мхов. *Bryum argenteum* var. *obtusifolium* и *B. algens* найдены в шхерах, на о. Птичьем вблизи озера, а *Schistidium antarcticum* — на п-ове Астрономическом, на его северном берегу, в понижении между камнями, в ложбине (сборы Короткевича). Последний вид найден также на полуостровах Обзорный и Пегматитовый (сборы Чернова). *Schistidium antarcticum* собран здесь Короткевичем и позднее — 30 X 1957. О. М. Модель 30 X того же года собрал *Bryum algens* в районе нунатака.

II. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ВОСТОЧНОЙ АНТАРКТИДЫ

В Восточной Антарктиде в крайне суровых климатических условиях растут листостебельные мхи — бессосудистые растения, способные впитывать влагу всей своей поверхностью. Здесь на суше произрастают только верхоплодные мхи. В результате длительного приспособления к условиям внешней среды у них возник ряд особенностей в строении и жизнедеятельности, которые и были выявлены нами.

1. Морфолого-анатомическое строение

Сухость антарктического воздуха, отсутствие жидких осадков летом, сильные иссушающие ветры — все это из-за большой потребности мхов во влаге обуславливает их приуроченность к более или менее увлажненным или обводненным летом местам обитания.

Побеги мхов прямостоячие, не прилегающие к холодному субстрату, соединены в низкие и очень густые дерновинки, благодаря чему по капиллярным промежуткам между побегами вода поднимается снизу и длительное время там удерживается. Следовательно, характер роста способствует сохранению влаги, насыщению ею дерновинок и впитыванию ее самими растениями.

⁵ В статье Савич-Любичкой и Смирновой (1972, с. 343, 344) в перечне местонахождений *Bryum algens* есть ошибочные указания о примеси к этому виду *Pottia heimii* var. *charcottii* вместо *P. heimii* var. *brevinervis*.

Приспособительный характер имеют, по-видимому, некоторые изменения в анатомическом строении жилки листа и стебля. Из литературных данных (Савич-Любицкая, Смирнова, 1972) известно, что у нескольких видов рода *Bryum* Hedw. секции *Pseudotriquetra*, в том числе антарктических и одного арктического (Западная Гренландия), плохо развиты стереиды в жилке листа или они даже полностью отсутствуют; вместо стереид имеются лишь субстереиды. Было высказано мнение, что это произошло под воздействием полярного климата. У *Bryum algens* из Западной и Восточной Антарктиды вместо стереид обнаружены субстереиды. При дальнейшем исследовании строения жилки нами установлено, что эта особенность — недоразвитие ее стереид — имеется у всех изученных видов Восточной Антарктиды.

В строении стебля нами также выявлены неполное развитие стереомы и отсутствие настоящих стереид. Клетки эпидермы стебля, состоящего из одного-двух слоев, более или менее расширены, с менее утолщенными стенками и обычно не так резко отграничены от клеток коры.

В основании стебля развиты ризоиды, которые при наличии у большинства видов центрального (проводящего) пучка всасывают воду и подают ее через пучок дальше, в кору стебля — место сохранения и проведения воды в жилку листа. Возможно, что расширение ткани коры стебля — за счет стереома вызвано большей потребностью растения в воде, чем в механической его опоре.

Можно предположить, что характер роста и облиствения стебля и отдельные изменения в строении стебля и жилки листа у антарктических мхов, благодаря которым произошло ослабление механической ткани, являются одной из причин недоразвития стереид стебля и жилки листа.

2. Половое размножение

У мхов Восточной Антарктиды не обнаружены спорогоны. Половые органы мхов — антеридии и архегонии — найдены почти у всех видов. Хотя они достигают более или менее полного развития, архегонии ни разу не наблюдались оплодотворенными. Время созревания половых органов приходится на лето (февраль, март). У *Bryum algens* наряду с незрелыми антеридиями и архегониями на том же растении были найдены и открытые пустые прошлогодние антеридий. У *Sarconeurum glaciale* часто попадались длинные архегонии с поврежденной шейкой и недоразвитым брюшком.

По распределению половых органов на растениях можно сгруппировать мхи Восточной Антарктиды за исключением глубоководных следующим образом.

Однодомные, раздельнополые — автеция ($\varphi + \delta$): *Schistidium antarcticum* — веточки φ и δ находятся среди стерильных на густоветвистой верхушке стебля; *Grimmia plagiopodia* var. *antarctica* — почковидный андроцей расположен под верхушечным гинецеем; *G. doniana* — андроцей на короткой веточке под верхушечным гинецеем.

Однодомный, обоеполый — синеция (ϕ): *Bryoerythrophyllum recurvirostre* var. *antarcticum*. У этой антарктической разновидности среди половых органов были ранее обнаружены, кроме обычных нитевидных парафиз, еще своеобразные «листовидные образования», т. е. парафизы, вверху расширенные в клеточную пластинку, богатую хлоропластами (Савич-Любицкая, Смирнова, 1963а).

Многодомные, или одно-двудомные ($\varphi \pm \delta$). Обоеполая однодомность, или синеция, и двудомность (ϕ , $\varphi - \delta$): *Pottia heimii* var. *brevinervis*, *Bryum algens*.

Ложнооднодомный, или двудомный: *Sarconeurum glaciale*. У этого вида на женском, более сильном побеге, в пазухах его верхних листьев развиты карликовые мужские растения с ризоидами в основании, которые вскоре после созревания антеридиев отмирают. Поскольку женские и мужские половые органы развиваются на разных гаметофитах, вид считается дву-

домным. По литературным данным, наблюдениям в природе и экспериментам показано, что карликовые мужские растеньица возникают обычно из дифференцированных в половом отношении спор, упавших на листья и здесь проросших (Савич-Любицкая, Смирнова, 1962). В литературе высказывалось мнение, что эти растеньица могли возникнуть и из вторичной протонемы женского растения. У *Sarconeurum glaciale* на всем протяжении его обширного ареала до настоящего времени не найдены спорогонии. Можно предположить, что карликовые мужские растеньица развиваются у него именно из вторичной протонемы.

У двудомного *Bryum argenteum* var. *obtusifolium* и однодомной *Pohlia nutans*, по нашим материалам, не были найдены половые органы. У *Pohlia nutans* в Западной Антарктиде, по Кардо, кроме характерной для нее пареции (φ/δ), была обнаружена еще субсинекция и синекция (ϕ). В связи с этим интересно отметить, что в северном полушарии у *Bryoerythrophyllum recurvirostre* бывает пареция и синекция, а у *Pottia heimii* имеются более частая автеция ($\varphi + \delta$) и редкая синекция. В Восточной Антарктиде у обоих этих видов наблюдается только синекция.

Таким образом, в условиях Восточной Антарктиды, по нашим материалам, превалируют однодомные виды (5 видов), причем у некоторых из них обоеполость преобладает над раздельнополюстью (*Bryoerythrophyllum recurvirostre*), а у многодомных видов (*Pottia heimii*) обоеполая однодомность преобладает над раздельнополюстью. Однако, насколько нам известно в настоящее время, процесс оплодотворения у мхов в Восточной Антарктиде отсутствует, тогда как в Западной с более мягким климатом он происходит; у некоторых мхов были найдены спорогонии.

3. Вегетативное размножение

У мхов Восточной Антарктиды имеются разнообразные способы вегетативного размножения. Как известно, все части растения у мхов способны производить ризоидную (вторичную) протонему, дающую начало моховым растениям. Простейший и в то же время очень распространенный способ состоит в отделении молодого побега при отмирании материнского. Кроме этих обычных способов, существуют еще более специализированные — посредством ломких частей растения и ризоидной протонемы.

Ломкие стебли распадаются на отдельные части без особой правильности по всей своей длине; каждая из частей может прорасти (*Bryum algens*).

Ломкие почки стебля и ветвей — конечные, более крупные, при отпадении прорастают благодаря сохранившейся верхушечной клетке (*Pohlia nutans*, *Bryum argenteum* var. *obtusifolium*, *B. algens*).

Ломкие пазушные флагеллы — короткие, мелко и густо облиственные, возникают в пазухах листьев. Они легко выпадают из пазух листьев, образуют в основании ризоиды и дают начало новым растениям (*Schistidium antarcticum*, *Pohlia nutans*). У *Pohlia nutans* флагеллы разламываются на части, у которых развиваются ризоиды и вырастают новые растения).

Ломкие листья — ломкий кончик жилки выступает из верхушки листа; при отпадении прорастает из клеток-указателей жилки (*Sarconeurum glaciale*).

Ризоидная (вторичная) протонема — на ризоидах мхов в детрите можно проследить все стадии — от закладки почек до развития из них молодых моховых растеньиц (*Sarconeurum glaciale*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre* var. *antarcticum*, *Schistidium antarcticum*, *Bryum algens*, *B. argenteum* var. *obtusifolium*). У *Pottia heimii* var. *brevinervis*, *Grimmia plagiopoda* var. *antarctica* и *G. doniana* не удалось обнаружить способы их вегетативного размножения. Возможно, что они также размножаются посредством ризоидной протонемы.

Таким образом, у мхов Восточной Антарктиды, кроме простейших способов вегетативного размножения, имеются еще два способа. Первый

из них связан с ломкостью разных частей растения, переносом этих отломанных частей ветром и птицами на другое место, где эти части при благоприятных условиях прорастают; они также могут прорасти на месте своего первоначального падения (у пяти видов). Но наиболее распространено размножение посредством ризоидной протомы (почти у всех видов), при этом происходит постепенное их расселение.

Интересно отметить, что способ размножения у *Sarconeurum glaciale* очень сходен с таковым у *Barbula johanssenii* Williams — арктоальпийского вида из Канады, Аляски и Восточной Сибири (Савич-Любичкая, 1964). Позже этот вид был указан для Восточного Памиро-Алая и Центрального Тянь-Шаня (Савич-Любичкая, 1970). При этом были отмечены еще 2 вида из рода *Barbula* Hedw. для Мексики и Гватемалы с таким же способом размножения.

В суровых арктических и высокогорных условиях, с одной стороны, и в антарктических — с другой, у близкородственных родов *Sarconeurum* Bryhn и *Barbula* из сем. *Trichostomaceae* могли возникнуть сходные способы вегетативного размножения посредством ломкого кончика жилки, различающиеся лишь деталями. Ломкая часть выступающей из верхушки листа жилки у *Barbula johanssenii* туповатая, более или менее округлая, гладкая, а у *Sarconeurum glaciale* она заканчивается сильным, бесцветным, гладким, 1—3-клеточным острием, на верхней стороне она вогнутая, к кончику срастающаяся своими краями, на нижней — выпуклая, папиллозная.

4. Изменчивость

У трех видов — *Sarconeurum glaciale*, *Schistidium antarcticum* и *Bryum algens*, ограниченных в своем распространении лишь Антарктидой, изменчивость не выходит за пределы нормы.

Grimmia doniana — малоизменчивый вид, распространенный от Арктики до Антарктики включительно. В Восточной Антарктиде он также не проявляет сколько-нибудь заметной изменчивости. Только 4 вида, произрастающие в северном полушарии, более или менее полиморфные и здесь выявляют изменчивость в виде разновидностей, причем эти разновидности характеризуются немногими, часто нерезко выраженными (разнолистность на одном и том же побеге) или весьма изменчивыми (длина бесцветного волосковидного кончика листа, длина жилки) признаками и в основном меньшими размерами всех частей растения.

Туполистность свойственна *Bryoerythrophyllum recurvirostre* var. *antarcticum*, *Grimmia plagiopodia* var. *antarctica* и *Bryum argenteum* var. *obtusifolium*,⁶ причем у двух последних видов наряду с туповатыми листьями имеются и островатые.

Pottia heimii var. *brevinervis* отличается более короткой жилкой и внезапно заостренными листьями.

Крайняя суровость климата Восточной Антарктиды, однообразие условий обитания, недостаток влаги летом, видимо, обуславливают малую изменчивость видов мхов, обычно полиморфных в северном полушарии. Необходимо при этом учесть одинаковое воздействие антарктического климата на все виды мхов, сказывающееся в характере их роста и облиственности, анатомическом строении стебля и жилки листа (см. раздел 1).

5. Глубоководные виды мхов

В оазисе Ширмахера со дна оз. Глубокого с глубины 32.3 м И. М. Симоновым 16 I 1962 был извлечен мох, покрытый пленками водорослей, который оказался новым для науки и был назван *Plagiothecium simonovii* (Савич-Любичкая, Смирнова, 1964а). Там же в середине того же года мох опять был собран Симоновым (несколько ранее, 20 I 1961, с глубины 23 м

⁶ Эта разновидность описана Бротерусом с островов Кергелен и Поссешен и приводится здесь впервые для Восточной Антарктиды.

этот мох был извлечен В. И. Федотовым). В поверхностном слое колонки грунта того же озера в январе 1963 г. его вновь собрал Симонов.

Озеро Глубокое расположено в 300 м к западу от научной станции Новолазаревская. По данным Симонова и Федотова (1964), оно относится к озерам с перемежающимся стоком. Площадь озера 70 000 м², максимальная глубина 32.3 м. Зимой и лето озеро покрыто льдом, толщина которого достигает зимой 3.2—3.5, а к концу лета снижается до 2—2.5 м. В период сильного таяния снежников и ледниковых склонов талая вода из них поступает в озеро и ее уровень в годы бурного таяния поднимается на 3—4 м. По данным тех же авторов, для озера характерен своеобразный термический режим — круглогодичная обратная стратификация, т. е. более высокие температуры в придонных слоях воды (круглогодично +4° С) и низкие температуры у поверхности. Прозрачность воды в озере значительна (14 м) даже при толщине льда в 2.5 м, и поэтому дневной свет проникает на большую глубину, что способствует развитию донной растительности. Талые воды приносят в озеро взвешенные в воде минеральные частицы, количество которых возрастает в более теплые и солнечные летние периоды, что приводит к образованию мощного слоя донных отложений органического и минерального состава. Зимой и в холодное лето образуются тонкие слои донных отложений. В поднятой Симоновым в 1963 г. колонке грунта заметна четкая слоистость донных отложений органического и минерального состава. Эта слоистость отражает выявленную Симоновым закономерность, заключающуюся в смене тонких и мощных слоев этих отложений соответственно в холодные и теплые периоды года.

Можно отметить, что в поверхностных слоях грунта (1—11 см) найдены короткие зеленые побеги мха с мелкими расставленными листьями, вытянутыми в длинную одно-двухклеточную верхушечку; в более мощных слоях (11—40 см) обнаружены гуще облиственные побеги мха с более крупными яйцевидными листьями, суженными в короткий кончик.

Здесь ясно проявляется воздействие холодного и теплого периодов на характер роста мха *Plagiothecium simonovii*. Влияние глубоководного образа жизни сказывается на всем облике и строении этого вида. Стебель прямостоячий, 8—16 см выс., на поперечном срезе неправильно овальный или туповато-угловатый, с неровными краями из-за выпячивания наружных клеток, с небольшим центральным пучком и недоразвитым стереомом, простой или неправильно ветвящийся, часто, как и ветви, флагелловидно удлинённый, с чередованием то крупных, то мелких участков листьев. Листья без блеска, бледно-зеленые, боковые — более или менее отстоящие и отогнутые назад, асимметричные и заостренные, спинные и брюшные листья прижаты к стеблю, симметричные, яйцевидно-ланцетовидные, длинно- и узконизбегающие; жилка вильчатая, довольно сильная, на спинной стороне с ризоидами; клетки пластинки листа с немногими хлоропластами, удлинённые, узкие.

Вегетативное размножение, видимо, происходит посредством ризоидной (вторичной) протонемы. Замечено, что из начальных клеток жилки или верхушки листа со спинной стороны часто развиваются ризоиды и нити протонемы.

В оз. Фигурном с глубины 33—36 м Е. С. Короткевич в 1957 г. ножевой драгой извлекал мох, названный *Bryum korotheviciae* (Савич-Любичская, Смирнова, 1959). По данным Е. С. Короткевича (1958), каменистое дно оз. Фигурного покрыто плотной, толстой, почти сплошной слизистой пленкой из водорослей, бактерий, отчасти из мха. На глубине свыше 5 м эта пленка лежит на толстом (до 5 м толщины) слое детрита, образующегося при отмирании составных частей пленки. Температура воды в озере в начале января на глубинах, с которых был извлечен мох (15 и 33—36 м), была одинаковой (3.9°); рН на глубине 35 м было равно 6.95, а содержание кислорода в воде составляло 10.34%.

Придонная температура в озере на разных глубинах летом почти не изменяется (3.3—3.4°), снижаясь зимой до 2.3—2.1° (Виноградов, 1957; Марков, 1957; Е. С. Короткевич, 1958; Марков и др., 1968). Средне-

годовая температура оз. Фигурного положительная в течение всего года, на 10—15° выше среднегодовой температуры воздуха (—8.1°) и скал (—8.0°) и теплее морской воды на 3—4°.

По данным О. С. Вялова и Н. В. Сдобниковой (1961) можно уточнить состав водорослей в оз. Фигурном: это синезеленые водоросли (*Cyanophyta*), зеленые (*Chlorophyta*) и бактерии (*Bacteriophyta*); преобладают синезеленые водоросли (20 видов). Большинство видов синезеленых водорослей имеет широкую экологическую амплитуду. Только некоторые из этих видов живут в высоких широтах, где они обитают в холодной воде или на холодной почве. Из трех видов зеленых водорослей два имеют очень широкое распространение от самых высоких до самых низких широт, третий вид, *Prasiloa crispa* Menegh., распространен более широко.

Данные разных исследователей более или менее проливают свет на условия обитания мха *Bryum korotkevicziae* на дне озера; влияние глубоководного образа жизни сказывается на всем его строении. Он имеет тонкий, гибкий, достигающий 30 см высоты стебель, при высыхании скручивающийся, со спирально расположенными наружными клетками; на его поперечном срезе видны едва развитый центральный пучок и недоразвитый стереом. Стебель расставленно облиственный, с ризоидами в основании; листья крупные, туповатые или тупозаостренные, от листа к листу широко и длинноизбегающие, с ризоидами в пазухах; жилка тонкая до середины листа, с субстереидами; клетки пластинки листа крупные, тонкостенные, с немногими хлоропластами, сверху не удлинённые. Вегетативное размножение происходит, возможно, посредством ризоидной протонемы.

В Малом оазисе — группа сглаженных сопок, в 15 км к северо-западу от оазиса Бангера — на пляже, с восточной стороны одного из больших озер Голлербахом в феврале 1957 г. были обнаружены выбросы мха (Голлербах, Сыроечковский, 1958). Этот мох оказался новой разновидностью ранее описанного *Bryum korotkevicziae* (Савич-Любичкая, Смирнова, 1959) и был назван *B. korotkevicziae* var. *hollerbachii* (Савич-Любичкая, Смирнова, 1960).

По данным Голлербаха, вода озера имела содовый привкус, pH 7.82, глубина озера около 1.5 м. Сквозь прозрачный лед на дне были видны сплошные пленки водорослей, покрывающие заросли мха. Выбросы мха образовывали на берегу озера валик около 10 м длины, параллельный урезу воды. Массовые выбросы мха обусловлены, как считает Голлербах, сильным волнением воды, вызываемым восточными ветрами и мелководьем озера. Условия произрастания мха — мелководье, сплошные пленки водорослей и возможность выброса мха на берег — вызвали изменение признаков вида, обитающего на дне глубокого оз. Фигурного.

Стебель этого мха значительно короче, гуще облиственный, с сильнее развитыми пучками ризоидов в пазухах листьев; листья более мелкие, короче избегающие, длиннее заостренные, с удлинённой, согнутой, туповатой конечной клеткой; жилка сильнее развитая, более длинная, сверху чаще раздвоенная, в основании с более развитыми субстереидами; клетки пластинки листа шире, более плотностенные, сверху удлинённые.

Можно полагать, что обмеление ранее глубоководного озера и длительное воздействие изменившихся здесь условий обитания на *Bryum korotkevicziae* вызвало возникновение его разновидности — var. *hollerbachii*. В настоящее время, видимо, эта разновидность из-за все более ухудшающихся условий обитания и возрастания конкуренции со стороны водорослей подвергается вымиранию и уничтожению.

По сообщению Голлербаха, *Bryum korotkevicziae* в мелководных частях оз. Фигурного не был обнаружен и, очевидно, является исключительно глубоководным видом.

Лимнолог Р. Хейвуд в обзоре озер Антарктиды (Heywood, 1972) на основании работ советских исследователей Восточной Антарктиды (Савич-Любичкая, Смирнова, 1959, 1960; Вялов, Сдобникова, 1961; Симонов, Федотов, 1964, и др.) отмечает для озер оазисов Бангера и Ширмахера наличие богатой флоры водорослей (бентос). Бактерии, водоросли и мох

Bryum korothekevicziae образуют толстый слой в озерах оазиса Бангера. По мнению Хейвуда, здесь, по-видимому, происходит борьба за существование, причем мох лучше развивается на большей глубине, где для водорослей нет благоприятных условий. Некоторые мхи, как, например, *Plagiothecium simonovii*, существуют совместно с водорослями в озерах оазиса Ширмахера. Некоторые мхи были найдены во многих сточных озерах на о. Сайни (Signy) из Южных Оркнейских о-вов. Эти мхи росли отдельными подушками на скалах, а на дне (5—13 м глубины) одного из озер они образовывали сплошные заросли. Как считает Хейвуд, здесь шла борьба за существование между мхами и водорослями. Позднее исследованиями Лайта и Хейвуда (Light, Heywood, 1973, 1975) эти данные уточнены. На о. Сайни в пресных озерах на глубине 3—15 м были найдены 5 видов: 3 вида обнаружены в озерах на о. Южная Георгия; один из этих видов, *Drepanocladus cf. aduncus* (Hedw.) Warnst., рос в большом количестве на глубине 30 м. Авторы обращают внимание на то, что среди видов, обитающих в воде, есть не только типичные водные мхи, к которым относится и *Drepanocladus cf. aduncus*, но и напочвенные мхи, приспособившиеся к жизни в водных условиях (включая типичный мезофит *Pohlia nutans*).

Bryum korothekevicziae и *Plagiothecium simonovii*, видимо, не всегда были только глубоководными мхами. Вероятно, переход обоих видов на дно глубоких озер с круглогодичной положительной температурой произошел из-за ухудшения климата — его похолодания — и создания неблагоприятных условий обитания на суше, особенно для бокоплодных мхов. Напомним, что бокоплодные мхи в настоящее время отсутствуют в остальных местах обитания в Восточной Антарктиде.

В пользу нашего предположения свидетельствует и то обстоятельство, что во всей Антарктиде, по данным Робинсона (Robinson, 1972), род *Plagiothecium* B. S. G. представлен только одним видом *P. simonovii*. Для всего южного полушария в настоящее время известны лишь 3 вида этого рода — с субантарктических островов (Кергелен и Южная Георгия) и из самой южной части Южной Америки — Огненной Земли (*P. ovalifolium* Card.), растущие там в трещинах скал. Шофилд (Schofield, 1974) приводит для Огненной Земли еще *P. cavifolium* (Brid.) Iwats., который, по его мнению, можно было бы включить в биполярный *P. denticulatum* (Hedw.) B. S. G., указываемый им для Новой Зеландии. Однако оба вида он оставляет как отдельные. Ко всему этому можно добавить, что у глубоководных видов обоих родов наблюдаются изменения строения стебля и жилки, недоразвитие стереома такого же типа, как и у напочвенных антарктических мхов. Все приведенные данные подтверждают наше мнение о предшествовавшем сухопутном образе жизни этих глубоководных мхов.

6. Экология

На основании обзора экологии отдельных видов мхов можно отметить некоторые особенности условий обитания мхов в Восточной Антарктиде.

Так, обычно скальные мхи, представители родов *Schistidium* Brid. и *Grimmia* Hedw., растут здесь и на каменистом субстрате, и на мелкоземке, причем в последнем случае — в общих дерновинах с напочвенными мхами.

Вследствие сухости холодного антарктического климата нет существенной разницы между видами в отношении их к влаге — все виды, испытывая недостаток во влаге, обычно приурочены к увлажненным или обводненным летом местам.

Интерес представляет отношение мхов к солнечной радиации. Крайне суровый термический режим Антарктиды, где даже летом удерживается отрицательная температура воздуха и грунта, казалось бы, не должен способствовать развитию здесь наземных растений, в том числе и мхов. Однако Голлербах (Голлербах, Сыроечковский, 1958) на основании своих исследований летом 1957 г. в оазисе Бангера считает, что наземные расте-

ния вполне могут существовать в его пределах, но только такие, которые способны впитывать влагу всей поверхностью своего тела (т. е. бессосудистые растения). Он также отмечает, что растения могут существовать здесь благодаря замечательной особенности — темной окраске (от темно- или оливково-зеленой, реже красновато-бурой или бурой, до почти черной). Эта темная окраска мхов вместе с темной окраской пород в условиях сильной солнечной радиации летом даже при отрицательных температурах способствует нагреву дерновин мхов и их оттаиванию. Голлербах приводит очень интересный пример приспособления растений к суровым климатическим условиям — распространенность поселения почти черных водорослей на более светлых мхах. Мхи, долго сохраняющие влагу, служат благоприятным субстратом для водорослей, а водоросли своей темной окраской создают экран, способствующий повышению температуры дерновин мха, и тем самым улучшают их водоснабжение. Наши данные подтверждают эти выводы Голлербаха. В оазисе Бангера представлены все виды мхов, найденные в Восточной Антарктиде, причем с наибольшим числом местонахождений.

На скалах ледника Обручева («оазис Заснеженный»), значительно позднее вышедшем из-под льда, чем оазис Бангера, и поэтому с более суровым климатом Голлербах отмечает обилие черных корочек синезеленых водорослей. По сборам Голлербаха можно привести еще один пример таких же взаимоотношений двух растений, как было указано выше, — черные корочки водорослей на темно-зеленых дерновинках мха *Grimmia doniana*.

Отрицательное действие на мхи оказывают иссушающие, очень сильные, часто штормовые ветры, достигающие силы урагана. В оазисе Бангера скорость ветра бывает около 60 м/с. Открытая поверхность грунта оазиса зимой лишена защитного снежного покрова, так как выпадающий снег выдувается из него циклоническими ветрами, что способствует промерзанию грунта.

Мхи растут обычно очень низкими и густыми или плотными дерновинками в более или менее защищенных от ветра местах — на дне глубоких долин, по берегам озер, в котловинах, ложбинках, впадинах, ямах, а также в углублениях, складках выходов коренных пород в расщелинах и трещинах скал.

Итак, мхи в Восточной Антарктиде благодаря своей большой приспособляемости к местным условиям произрастают большей частью отдельными чистыми, реже смешанными с другими мхами дерновинками, не образуя моховых группировок. Наблюдаются, с одной стороны, частые случаи взаимовыгодных отношений между водорослями, лишайниками и мхами, а с другой — конкурентные отношения между этими организмами, например, поселение лишайников на мхах и угнетение последних.

7. Географические особенности

Из 11 видов листостебельных мхов, известных для Восточной Антарктиды по нашим публикациям, 5 — эндемичные (включая 2 глубоководных вида) и 6 — биполярные. Эндемичные глубоководные виды — *Bryum korotkevicziae* с var. *hollerbachii* и *Plagiothecium simonovii* — рассмотрены подробно в разделе 5. Известен только один эндемичный, монотипный род *Sarconeurum* Bryhn; эндемичные виды — скальный *Schistidium antarcticum* и напочвенные *Sarconeurum glaciale* и *Bryum algens* — распространены по всей Антарктиде, причем последний является наиболее широко распространенным и обладает большой экологической амплитудой.

Sarconeurum glaciale в последнее время был найден (Robinson, 1972) далеко на юге, на Берегу Дюфке, вблизи гор Королевы Мод, в районе приблизительно между 18° южнее Южного полярного круга и в 6° от Южного полюса. Два других эндемичных вида были обнаружены в пределах Земли Королевы Мэри (по сборам Голлербаха — Голлербах, Сыроечковский, 1958), — сделанным им с целью расширить представление о возмож-

ностях проявления жизни в наиболее суровых условиях. Мхи собирались на различных участках выходов отдельных скал, разбросанных по ледниковому щиту. Так, *Schistidium antarcticum* найден на о. Аллигейтор в бухте Уиндса и на мысе Мойес, на границе с шельфовым ледником Шеклтона, против ледникового купола Массон. *Bryum algens* найден на о. Дейвид, на самой южной его точке, у шельфового ледника Шеклтона. Первый из этих видов часто встречается в районах с нунатаками и на самих нунатаках.

Эндемичные виды, как впрочем и виды биполярные, имеют развитые половые органы при отсутствии спорогонов. У *Sarconeurum glaciale* карликовые мужские растения расположены в пазухах листьев на женском растении; *Schistidium antarcticum* — однодомный, раздельнополый; *Bryum algens* — многодомный, т. е. одно-двудомный.

Эндемичные наземные виды размножаются вегетативным путем, причем у некоторых из них имеются специализированные, только им присущие способы размножения — у *Sarconeurum glaciale* — посредством ломкого кончика выступающей из верхушки листа жилки; у *Schistidium antarcticum*, как и у биполярного вида *Pohlia nutans*, — посредством ломких пазушных флагелл; у *Bryum algens*, как и у биполярного *B. argenteum*, — посредством ломких конечных почек стеблей.

Все эндемичные виды размножаются еще с помощью ризоидной (вторичной) протонемы, развивающейся в детрите, т. е. в месте, наиболее защищенном от внешних воздействий. Следовательно, эндемичные виды не только размножаются, но и распространяются, причем перенос их ломких частей осуществляется ветром и птицами.

У напочвенных эндемичных видов изменчивость обычно не выходит за пределы нормы. Они растут на увлажненных летом местах, нередко в общих дерновинках с биполярными видами, причем только *Sarconeurum glaciale* образует обычно чистые, раскидистые, из-за отстоящих согнутых вниз листьев, дерновинки.

Г. Робинсон (1972) отмечает следующие 3 особенности эндемичных видов мхов Антарктиды: значительное их распространение; способность к размножению при специализации некоторых способов размножения; у многих из них, как у *Sarconeurum glaciale* (в отличие от неэндемичных видов), упрощенное строение жилки. Однако нашими исследованиями установлено, что недоразвитие (или упрощенное строение жилки) стереома жилки — субстереиды вместо стереид — свойственно не только всем эндемичным, но и биполярным видам как результат приспособления к антарктическому климату (см. раздел 1). По мнению Робинсона, эндемичный род *Sarconeurum* является «наиболее выразительным примером оригинального элемента в антарктической флоре мхов». Он считает, что если бы не упрощенное строение жилки, то этот род можно было бы отнести к роду *Barbula*. С этим, однако, можно не согласиться ввиду наличия у рода *Sarconeurum* ряда отличительных признаков, отмеченных нами ранее.

Биполярные виды представлены шестью видами, из них 2 скальных вида *Grimmia* и 4 напочвенных вида из разных родов.

У биполярных скальных видов — *Grimmia doniana* и *G. plagiopodia* — отмечено их неравномерное распространение как в северном, так и в южном полушариях; они встречаются и в Западной, и в Восточной Антарктиде. Первый из них произрастает от Арктики до Антарктики, в Северной и Южной Америке, тогда как второй указан всего лишь для умеренных широт северного полушария.

Pottia heimii — галофит, преимущественно приморский вид; в пределах СССР внутри материка встречается на солонцеватых местах. Распространен от высокой Арктики (полярные пустыни) до Антарктики, в Северной, Центральной и Южной Америке, Тасмании, Новой Зеландии. В Южной Америке отмечен в Андах Чили и Аргентины, далее — в Патагонии и на Огненной Земле.

Bryerythrophyllum recurvirostre распространен от высокой Арктики (до 83° с. ш.) до Антарктики, в Северной, Центральной и Южной (Огненная Земля) Америке, Новой Гвинее (до 9000 м над ур. м.), Тасмании, в Новой Зеландии и на о. Кергелен.

Pohlia nutans встречается от высокой Арктики до Антарктики, в Северной, Центральной и Южной Америке, Тасмании, Новой Зеландии, Новой Каледонии, Австралии, на о. Кергелен.

Bryum argenteum широко распространен в северном и южном полушариях от высокой Арктики (88°60' с. ш.) до Антарктики. Он поднимается в горы от нижнего лесного пояса до границы снега и выше (в Альпах до 3030 м над ур. м.). Этот повсеместно распространенный вид часто встречается на окультуренных местах вблизи жилищ человека.

Шофилд (1974) приводит для Новой Зеландии *Bryum argenteum* как биполярный вид, который был здесь интродуцирован со времени ее колонизации европейцами. В Восточной Антарктиде *Bryum argenteum* не был интродуцирован, так как он был собран с первых же лет ее исследования советскими антарктическими экспедициями, т. е. в 1955—1957 гг. Можно предполагать, что этот нитрофильный биполярный вид, обильно развивающий ломкие конечные почки стеблей, часто сплошь покрывающие его дерновинки, распространяется благодаря переносу этих ломких почеч птицами. В пользу этого свидетельствует произрастание его в Арктике вблизи птичьих базаров и высоко в горах у гнездовий птиц, а в Восточной Антарктиде — на о. Хасуэлл, где многочисленны колонии пингвинов и гнездовья морских птиц.

У. Стир (Steere, 1961) считает, что антарктическая флора мхов значительно беднее арктической. К этому мнению присоединяемся и мы. По Робинсону (1972), моховая флора Антарктики менее разнообразна, чем в любой другой области мира, если не считать атоллов Микронезии. Большинство видов мхов сконцентрировано в области Антарктического полуострова, простирающегося до 7° севернее Южного полярного круга. По С. Грину с сотрудниками (Greene et al., 1970), эта флора продолжается, немного обедняясь, приблизительно до 68° ю. ш. Южнее и в более континентальных областях численность мхов резко падает, и там найдено около двадцати видов.

Робинсон (1972), рассматривая происхождение антарктической флоры мхов, считает, что она совсем не имеет (или имеет очень мало) реликтов, известных для таких замкнутых областей, как Южная Георгия и Огненная Земля. Он также полагает, что флора мхов Антарктиды состоит исключительно из форм, мигрировавших или развившихся за последние немногие миллионы лет, причем все они способны размножаться и распространяться в современном климате Антарктиды. Он полагает также, что растения могли заселять континент в любое и, возможно, в разное время после его оледенения. Робинсон в то же время отмечает, что колебания термической активности и эффект эрозии, которые иногда бывают катастрофическими, могли изменить любую местность, где мхи произрастали в течение миллионов лет. Кроме того, он указывает, что конкуренция лишайников и водорослей могла повлиять на представителей местных мхов. Он различает в составе бриофлоры Антарктиды эндемичные и биполярные виды, отмечая характерные их черты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения основного видового состава антарктических мхов и их приспособляемости к условиям обитания можно выделить следующие особенности листостебельных мхов Восточной Антарктиды.

1. В Восточной Антарктиде существуют только бессосудистые растения — водоросли, лишайники, микроскопические грибы и мхи. Из них мхи являются наиболее высокоорганизованными. Они способны впитывать влагу всей своей поверхностью, что весьма важно в условиях сухого и холодного антарктического климата.

2. В отличие от Западной Антарктиды с ее более мягким климатом в Восточной Антарктиде на суше произрастают лишь верхоплодные мхи. Отсутствие здесь в настоящее время бокоплодных мхов объясняется тем, что в связи с похолоданием климата и созданием неблагоприятных условий существования для бокоплодных мхов из-за характера их роста они вымерли или, как *Plagiothecium simonovii*, переселились в озера и в настоящее время растут на дне глубоких озер в оазисах.

3. Все мхи, испытывая недостаток во влаге из-за сухости воздуха, отсутствия летом жидких осадков, приурочены к увлажненным или обводненным летом местам. Мхи благодаря характеру их роста и облиствения способны длительно удерживать поднятую снизу воду, а ризоиды в основании стебля всасывают воду и проводят ее через центральный пучок в кору стебля. Это привело к ослаблению механической ткани стебля и жилки листа (субстереиды вместо стереид) и, возможно, к расширению за счет стереома стебля его коры — места сохранения и проведения воды.

4. У мхов Восточной Антарктиды развиты половые органы при отсутствии спорогонов. Преобладают однодомные виды. У *Sarconeurum glaciale* — ложнооднодомного вида — имеются карликовые мужские растения в пазухах листьев под гинеем, развивающиеся, видимо, из вторичной протомемы женского растения.

5. Все мхи Восточной Антарктиды размножаются вегетативным путем. Кроме простейших способов такого размножения, имеются более специализированные — посредством ломких стеблей, ломких конечных почек стебля и ветвей, ломких пазушных флагелл, ломкого кончика жилки, выступающей из верхушки листа.

Прорастание ломких частей мхов происходит или на месте их опадения и дальнейшего постепенного расселения, или при переносе их ветром и птицами на местах, благоприятных для поселения. Преобладают прорастание на месте и постепенное расселение мхов. Наиболее распространенным способом для всех мхов является размножение посредством ризоидной (вторичной) протомемы, развивающейся в детрите — месте, более или менее защищенном от внешних воздействий.

6. В оазисе Бангера мхи представлены наиболее полно; все они приурочены к увлажненным или обводненным местам. Моховых группировок здесь нет — виды произрастают отдельными чистыми или реже смешанными (не более одного-двух видов) дерновинками, преимущественно на мелкозем (иногда на суглинке), причем скальные мхи (*Schistidium*, *Grimmia*) встречаются и на каменистом субстрате, и на мелкозем, часто в смеси с напочвенными мхами. Отмечены взаимовыгодные и конкурентные отношения между водорослями, лишайниками и мхами.

7. В составе бриофлоры Восточной Антарктиды нет реликтовых видов; имеются лишь эндемичные и биполярные виды. Эндемы здесь представлены одним родом и пятью видами, в том числе двумя глубоководными. Эндемичный род *Sarconeurum* с одним видом *Sarconeurum glaciale* стоит особняком, выделяясь своеобразным внешним обликом раскидистых дерновинок из-за отстоящих, дуговидно согнутых, продолговатых листьев, с длинно выступающей из верхушки листа заостренной на кончике жилкой, а также наличием пазушных карликовых мужских растений, способом размножения посредством ломкого кончика жилки и наиболее южным распространением в Антарктиде.

Эндемичные виды распространены по всей Антарктиде. Размножение их происходит по-разному: у *Sarconeurum glaciale* посредством ломкого кончика жилки, у *Schistidium antarcticum* — ломких пазушных флагелл, у *Bryum algens* — ломких стеблей и ломких конечных почек стебля и ветвей. Все 5 видов размножаются также посредством ризоидной (вторичной) протомемы в детрите. Изменчивость непочвенных эндемичных видов не выходит за пределы нормы. Эндемичные виды в своем распространении часто бывают приурочены к крайним условиям существования и дальше других заходят на юг.

Эндемичные глубоководные виды — верхоплодный *Bryum korotheviciae* и бокоплодный *Plagiothecium simonovii* — произрастают в озерах оазисов Бангера и Ширмахера. Очевидно, они из-за похолодания климата переселились с суши в озера и в настоящее время растут на дне глубоких озер с круглогодичной температурой воды в придонных слоях $+4^{\circ}\text{C}$. Об этом также свидетельствуют полное отсутствие в настоящее время в Антарктиде напочвенных видов рода *Plagiothecium* и наличие их на субантарктических островах и на Огненной Земле, где они растут в трещинах скал.

Биполярные виды распространены в северном и южном полушариях, а также и в Антарктиде. Они обладают широкой экологической амплитудой, большой приспособляемостью к антарктическим условиям обитания и изменчивостью. Биполярные виды размножаются большей частью посредством ризоидной протомемы в детрите, только у *Pohlia nutans* и *Bryum argenteum* размножение, кроме протомемы, происходит посредством ломких конечных почек стебля и ветвей, а у *Pohlia nutans* — также посредством ломких пазушных флагелл.

Изменчивость видов вызвала образование четырех разновидностей, характеризующихся немногими, часто нерезко выраженными признаками.

Листостебельные мхи благодаря выработанным особенностям своего морфолого-анатомического строения, вегетативного размножения и расселения, а также экологии и географии представляют собой яркий пример выживаемости и приспособляемости в крайне суровых условиях холодной и сухой антарктической пустыни.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов М. Е. (1957). Озера антарктического оазиса. Природа, 10. — (Вялов О. С., Н. В. Сдобникова). Vialow O. S., N. V. Sdobnikova. (1961). Sweet-Water algae of Antarctica. Acta soc. bot. Polon., 30, 3—4. — Глазская М. А. (1958). Выветривание и первичное почвообразование в Антарктиде. НДВШ геол.-географ. наук, 1. — Голлербах М. М., Е. И. Сыроечковский. (1958). Биogeографические исследования в Антарктиде в 1957 г. Изв. АН СССР, сер. геогр., 6. — Коновалов Г. В. (1962). Геоморфологическая характеристика оазиса Ширмахера и его окрестностей. Информ. бюлл. Сов. антаркт. эксп., 37. — Короткевич Е. С. (1958). Население водоемов оазисов в Восточной Антарктиде. Информ. бюлл. Сов. антаркт. эксп., 3. — Короткевич Е. С. (1958). Физико-географическая характеристика района работы Советской антарктической экспедиции 1956—1957 гг. Изв. ВГО, 30, 3. — Купревич В. Ф., М. М. Голлербах, Е. Н. Моисеева, В. П. Савич, П. П. Щербакова. (1959). Некоторые данные о биохимической активности грунтов, почв и лишайников Восточной Антарктиды. ДАН СССР, 130, 3. — Марков К. К. (1957). Путешествие в Антарктиду. — Марков К. К., В. И. Бардин, В. А. Лебедев, А. И. Орлов, И. А. Суетова. (1968). География Антарктиды. — Савич-Любickaя Л. И. (1964). Новый вид для бриофлоры СССР — *Barbula johansenii* Williams. Нов. сист. низш. раст. — Савич-Любickaя Л. И. (1970). Семейства *Pottiaceae*, *Trichostomaceae*, *Grimmiaceae*, *Bryaceae*. В кн.: Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. Листостебельные мхи СССР. Верхоплодные мхи. Л. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1959). Новый вид рода *Bryum* Hedw. из оазиса Бангера. Информ. бюлл. Сов. антаркт. эксп., 7. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1960). Новая разновидность *Bryum korotheviciae* L. Sav.-Ljub. et Z. Smirn. Информ. бюлл. Сов. антаркт. эксп., 17. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1962). Эндем Антарктиды — мох *Sarconeureum glaciale* (Hook. fil. et Wils.) Card. et Bryhn. Биол. исслед. Сов. антаркт. эксп. 1956—1958 гг. Иссл. фауны морей. 1 (9). — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1963a). К биологии и географии *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chap — нового вида для бриофлоры Антарктиды. Бот. ж., 48, 3. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1963b). О представителях рода *Pottia* Fuernr. в Антарктиде. Бот. матер. отд. спор. раст. БИН АН СССР, 16. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1964a). Глубоководный представитель рода *Plagiothecium* Br. et Sch. в Антарктиде. Информ. бюлл. Сов. антаркт. эксп., 49. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1964b). О *Bryum argenteum* Hedw. из Антарктиды. Нов. сист. низш. раст. — (Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова). Savicz-Ljubitskaja L. I., Z. N. Smirnova. (1964b). On the modes of reproduction of *Sarconeureum glaciale* (Hook. fil. et Wils.) Card. et Bryhn, an endemic moss of the Antarctica. Rev. Bryol. et Lichénol., 3, 3—4. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1965a). О *Grimmia antarctica* Card. из Восточной Антарктиды. Нов. сист. низш. раст. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1965b). Дополнение к статье «О представителях рода *Pottia* Fuernr. в Антарктиде».

Нов. сист. низш. раст. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1969). Мхи из Восточной Антарктиды. Атлас Антарктиды. 2. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1970a). *Grimmia doniana* Sm. из Восточной Антарктиды. Нов. сист. низш. раст., 7. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1970b). *Grimmia plagiopodia* Hedw. из Восточной Антарктиды. Информ. бюлл. Сов. антаркт. эксп., 80. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1971). Мох *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. в Восточной Антарктиде. Информ. бюлл. Сов. антаркт. эксп., 82. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1972). *Bryum algens* Card. — наиболее распространенный мох Восточной Антарктиды. Тр. Сов. антаркт. эксп., 60. — Симонов И. М., В. И. Федотов. (1964). Озера оазиса Ширмахера. Информ. бюлл. Сов. антаркт. эксп., 47. — Greene S. W., D. M. Greene, P. D. Brown, P. D. P. P. (1970). Antarctic moss flora. I. The genera *Andreaea*, *Pohlia*, *Polytrichum*, *Psilopilum* and *Sarconeurum*. Sci. Rep. Brit. Antarct. Surv., 64. — Heywood R. B. (1972). Antarctic limnology: A review. Brit. Antarct. Surv., 29. — Light G. G., R. B. Heywood. (1973). Deep-water mosses in Antarctic lakes. Nature, 242, 399. — Light G. G., R. B. Heywood. (1975). Is the vegetation of Continental Antarctica Predominantly Aquatic? Nature, London, 256, 199—200. — Robinson H. E. (1972). Observations on the origin and taxonomy of the Antarctic moss flora. Antarct. Res. Stud., 29. — Schofield W. B. (1974). Bipolar disjunctive mosses in Southern Hemisphere with particular reference to New Zealand. J. Hattori Bot. Lab., 38. — Steere W. C. (1961). A preliminary review of the bryophytes of Antarctica. Science in Antarctica. I. The life sciences in Antarctica. Nat. Acad. Sci. Publ., 839.

Ленинград.

Получено 14 VI 1977.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 581.9 (47+57)

ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ АНДРЕЕВ

(К 70-летию со дня рождения)

V. D. ALEXANDROVA, R. P. SHCHELKUNOVA. VLADIMIR NIKOLAEVICH ANDREEV, (TOWARDS THE 70th BIRTHDAY)

В 1977 г. исполнилось 70 лет со дня рождения и 50 лет научной и научно-организационной деятельности известного геоботаника-тундроведа Владимира Николаевича Андреева.

В. Н. Андреев родился 7 мая 1907 г. в Петербурге, получил среднее образование в Торжке и Ленинграде. В 1929 г. окончил Ленинградский университет, получив специальность геоботаника. В 1928 г. еще будучи студентом по предложению Н. А. Буша он был направлен Комитетом содействия малым народностям Севера в Канинскую тундру для изучения оленьих пастбищ в связи с социалистической реконструкцией северного оленеводства. В 1930 г. В. Н. поступил в аспирантуру Ботанического института АН СССР. В 1933 г. по окончании аспирантуры он работал в Институте оленеводства (впоследствии Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера), где с 1938 г. был начальником сектора кормодобывания. С 1942 по 1946 гг. В. Н. был директором Нарьян-Марской опытной оленеводческой станции. В 1942 г. он вступил в члены КПСС. В 1946 г., возвратившись в Ленинград, В. Н. приступил к работе в Научно-исследовательском институте полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства (в 1954 г. Институт был реорганизован в Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера и переведен в г. Норильск), с 1948 по 1965 г. выполнял в нем обязанности заместителя директора по научной части. В 1965 г. В. Н. перешел в Институт биологии Якутского филиала Сибирского отделения АН СССР, где работает по настоящее время, возглавляя лабораторию геоботаники и споровых растений. Первые работы В. Н. были опубликованы в 1930 г. В 1935 г. ему была присуждена ученая степень кандидата биологических наук без защиты диссертации. В 1954 г. В. Н. защитил докторскую диссертацию на тему «Растительный покров восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию». В 1966 г. ему было присвоено звание профессора. В. Н. опубликовал 196 научных и научно-популярных работ; под его редакцией вышли в свет 33 монографии и сборника.

В. Н. широко известен как знаток растительности Крайнего Севера. Им было много сделано для изучения растительного покрова восточноевропейских тундр: выполнено геоботаническое районирование, изучены состав и структура растительных сообществ, продуктивность, проведена их классификация (серия работ, вышедших в свет с 30-х по 60-е годы). Особенно большой вклад внес В. Н. в область изучения пастбищ северного оленя. Его рекомендации по вопросам рационального использования оленьих пастбищ, определения оленеемкости, введения пастбищеоборотов положены в основу землеустройства районов Крайнего Севера СССР. Известны его работы и по изучению тебеновочных пастбищ табунного коневодства в Якутии с целью улучшения их использования.

В. Н. является автором целого ряда методических разработок. Им создан аэровизуальный метод исследования в тундре растительного покрова и кормовых ресурсов оленьих пастбищ и охотничьих угодий, усовершенствован метод изучения роста и возобновления кормовых лишайников, на основе которого он разработал систему пастбищеоборота в оленеводстве. Под его руководством и по предложенной им методике определены на больших территориях запасы фитомассы тундры и темпы ее прироста.

Необходимо упомянуть вклад В. Н. в изучение флоры Крайнего Севера. Им опубликованы работы о видах *Plantago* полярного побережья Европы, материалы к флоре северного Канина, он руководил подготовкой «Определителя высших растений Якутии» (1974) и описал для него несколько семейств.

Большой интерес представляют работы В. Н. о динамике полярного предела лесов и выявлении реликтовых форм микрорельефа в тундре.

В 1951 г. В. Н. в числе группы сотрудников Научно-исследовательского института сельского хозяйства Крайнего Севера получил Государственную премию 2-й степени за разработку рациональных приемов ведения оленеводческого хозяйства, в 1952 г. вместе с другими составителями Геоботанической карты европейской части СССР — премию имени В. Л. Комарова.

В. Н. совершил поездки в Финляндию, Канаду, Швецию, США и другие страны, где принимал участие в международных совещаниях, выступал с докладами и лекциями. Он избран членом-корреспондентом Ботанико-географического общества Швеции и получил звание почетного гражданина штата Аляска.

Пожелаем В. Н. новых успехов в продолжении его плодотворной деятельности.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. Н. АНДРЕЕВА¹ (1967—1977)

1967.² Библиографический указатель работ, связанных с деятельностью Нарьян-Марской сельскохозяйственной станции, опубликованных в печати. Тр. Нарьян-Марской с.-х. опытной станции, вып. 1. Нарьян-Мар, с. 392—406. (Совместно с П. А. Рочевым и А. Е. Носовой).

1968. Кормовые ресурсы северного оленеводства СССР и пути их рационального использования. В кн.: Совещание по вопросам изучения и освоения растительных ресурсов СССР. Новосибирск, 27—30 августа 1968 г. Тез. докл. Новосибирск, с. 190—191. Обзор финского журнала «Оленевод» за 1966—67 гг. Магаданский оленевод, 19—20, с. 66—28.

Оленьи пастбища. Земля Сибирская, Дальневосточная, 7. Омск, с. 58—60.

Основные направления в развитии сельского и промыслового хозяйства Севера СССР. Проблемы Севера, 13. М., с. 7—39. (Совместно с А. П. Тюрденевым).

Проблемы рационального использования и улучшения оленьих пастбищ. Проблемы Севера, 13. М., с. 76—87.

Рациональное использование, поверхностное улучшение и коренное преобразование кормовых угодий. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л., с. 95—103. (Совместно с И. В. Лариным, Ш. М. Агабабян, Е. П. Матвеевой, Н. Т. Нечаевой).

1969. Биологические предпосылки развития северного оленеводства в Якутской АССР. В кн.: Проблемы развития производительных сил Якутской АССР (Матер. к II науч. совещ.), 2. Якутск, с. 68—69.

Изученность и перспективы использования растительности Якутии. В кн.: Основные итоги биологических исследований в Якутской АССР. Инст. биол. ЯФ СО АН СССР. Якутск, с. 24—32. (Совместно с И. П. Щербаковым).

Оленьи пастбища Магаданской области и проблемы их рационального использования и улучшения. В кн.: Проблемы развития производительных сил Магаданской области, 3. Магадан, с. 65—68. (Совместно с М. И. Паперновым).

Перспективы развития и размещения оленеводства в Якутской АССР. В кн.: Проблемы развития производительных сил Якутской АССР (Матер. к II науч. совещ.), 2. Якутск, с. 30—32. (Совместно с С. Б. Помишиным, Е. Д. Конниковым, А. Д. Курилюк, М. Р. Яковлевым).

[Предисловие]. В кн.: Курилюк А. Д. Оленеводство Якутии. Под ред. В. Н. Андреева. Якутск, с. 3—4.

¹ Подготовлен Р. П. Щелкуновой.

² Список работ В. Н. Андреева за 1930—1966 г. опубликован в «Ботаническом журнале» в 1968 (т. 53, № 11, с. 1664—1668).

Рациональное использование и улучшение сенокосов и пастбищ тундры и лесотундры. В кн.: Сенокосы и пастбища. Л., с. 496—514. (Совместно с З. П. Савкиной).

1970. Мясное табунное коневодство в Якутии. Магаданский оленевод, 22, с. 33—36. (Совместно с Е. Д. Конниковым).

Некоторые географические закономерности в распределении надземной фитомассы в тундровой зоне в связи с продвижением на север древесно-кустарниковой растительности. В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, с. 6—13.

Перспективы развития и размещения оленеводства в Якутской АССР. В кн.: Проблемы развития производительных сил Якутской АССР. Докл. на II научн. совещ. (сельское хозяйство и биологические ресурсы). Якутск, с. 69—78. (Совместно с Е. Д. Конниковым, А. Д. Курилюк, С. Б. Помошиным, М. Р. Яковлевым).

1971. Естественные кормовые угодья тундр Северо-Востока СССР. В кн.: Биологические ресурсы суши Севера Дальнего Востока, 1. Владивосток, с. 46—52.

Методика учета и картирования кормовых запасов фитомассы Субарктики. Растительные ресурсы, 7, 3, с. 439—444.

Оленеводство в Скандинавских странах. Магаданский оленевод, 23, с. 43—46. (Совместно с В. С. Федотовым).

Оленьи пастбища. В кн.: Симпозиум по северному оленеводству, 26—27 мая 1971, Рованиemi. Хельсинки, с. 111—112. (Резюме на финском и шведском языках).

[Предисловие]. В кн.: Караваев М. Н. и С. З. Скрябин. Растительный мир Якутии. Якутск, с. 5—6.

Проблема охраны оленьих пастбищ. В кн.: Охрана природы Якутии. Матер. V республик. совещ. по охране природы Якутии. Иркутск, с. 44—48.

Табунные пастбища и кормовые растения табунного коневодства северо-восточных районов Якутской АССР. Якутск, 50 с.

Устойчивая отрасль [у оленеводов Якутии]. Земля Сибирская, Дальневосточная, 9. Омск, с. 32—34. (Совместно с А. Курилюк, Е. Конниковым).

Экологические факторы современной эволюции северного оленя. В кн.: О физиолого-биохимических и генетических проблемах Севера. Тез. докл., представленных на IV республик. конф. по физиологии, биохимии, генетике растений, животных и человека, 25—26 февраля 1970 г. Якутск, с. 3—6.

Horse herding for meat in Yakutskaya ASSR. Polar Record, 15, № 99, с. 931—933. Methods of defining overground phytomass on vast territories of the Subarctic. Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 8. Turku, Suomi, с. 3—11.

1972. Вопросы изучения биологических ресурсов Якутии. В кн.: Вопросы повышения экономической эффективности сельскохозяйственного производства в Якутской АССР. Якутск, с. 28—45. (Совместно с Ф. И. Головных, Л. Г. Еловской, В. А. Тавровским).

Вопросы рационального использования оленьих пастбищ. Якутск, 32 с. (Библиотечка оленевода).

Изучение антропогенных воздействий на растительность Арктики и Субарктики. В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., с. 43—49.

Методика определения сезонных изменений запаса надземной фитомассы у травянистых растений. Бот. ж., 57, 10, с. 1265—1270. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой, В. И. Захаровой и А. И. Неуструевой).

Некоторые вопросы развития Якутского оленеводства. В кн.: Сельскохозяйственная наука к 50-летию Якутской АССР. Тез. докл. научн. конф., посвященной 50-летию образования Якутской АССР. Секция животноводства. Якутск, с. 12—14. (Совместно с А. Д. Курилюк).

Проблемы и приемы рационального использования сенокосов и пастбищ. Тр. Якутск. НИИСХ, 12, с. 106—110. (Совместно с А. М. Петровым).

Северные олени. Красноярск, 190 с. (Совместно с И. М. Голосовым и Б. В. Преображенским).

Якутское отделение Всесоюзного ботанического общества в 1957—1970 гг. Бот. ж., 57, 3, с. 434—435. (Совместно с Н. Е. Фоминой).

Methods of estimation of seasonal changes in aboveground phytomass of herbs. В кн.: Tundra Biome. Proceeding. IV International Meeting on the Biological Productivity of Tundra, Leningrad, USSR, October, 1971. Stockholm, p. 102—110. (With T. F. Galaktionova, V. I. Zakharova, A. I. Neustrueva).

1973. Изучение антропогенных воздействий на растительность в связи с общим направлением развития тундрового биота. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР (Матер. Всес. симп. «Биологические проблемы Севера»). Магадан, с. 173—179.

Развитие пастбищного животноводства. В кн.: Развитие продовольственной базы в промышленных районах Крайнего Севера и задачи сельскохозяйственной науки в свете решений XXIV съезда КПСС (Матер. научн.-производ. совещ.). Норильск, 28—31 марта 1972 г. М., с. 97—101.

1974. Использование пастбищ в табунном коневодстве Крайнего Севера. В кн.: Доклады на секции «Использование пастбищ и сенокосов», 1. Оргкомитет XII Междунар. конгр. по луговодству. М., с. 9—13. (Совместно с А. Ф. Абрамовым).

Некоторые вопросы рационального использования оленьих пастбищ. Тр. НИИСХ Крайнего Севера, 20. Сельское и промышленное хозяйство Крайнего Севера. Красноярск, с. 7—13.

Определитель высших растений Якутии. Новосибирск, 543 с. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой, П. Г. Горовым, М. Н. Караваевым, Т. Г. Леоновой, С. Ю. Липшицем, В. М. Михалевой, А. А. Пермяковой, В. И. Перфильевой, А. К. Скворцовым, А. И. Толмачевым, Р. В. Чугуновой).

Пастбищное хозяйство в северном оленеводстве. В кн.: Пастбища и сенокосы СССР. М., с. 461—471.

Подзоны якутской тундры. В кн.: Биологические проблемы Севера, IV симпози., 3. Ботаника и растительные ресурсы (тез. докл.), Якутск, с. 40—45. (Совместно с С. Ф. Нахабцевой).

Сезонное развитие пушицы влагалищной в субарктической тундре. В кн.: Биологические проблемы Севера, IV симпози., 3, с. 113—118. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой и А. И. Неуструевой).

Тебеновочные пастбища северо-востока Якутии. Якутск, 248 с. (Совместно с Н. В. Беляевой, Т. Ф. Галактионовой, П. М. Говоровым, А. Д. Егоровым, Т. Т. Курилюк, М. И. Мирияновым, А. А. Пермяковой, В. И. Перфильевой, А. М. Петровым, В. Я. Потаповым, Н. Н. Сазоновым, Е. Е. Торговкиной).

1975. Луга Якутии. М., 176 с. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой, В. М. Михалевой, А. А. Пермяковой, В. И. Перфильевой, А. М. Петровым, В. А. Шелудяковой).

Некоторые проблемы развития якутского оленеводства. Тр. Якутск. НИИСХ, 14. Оленеводство Восточной Сибири. Якутск, с. 13—19. (Совместно с А. Д. Курилюк).

Олени пастбища северной Якутии. В кн.: Ботанические исследования в Якутии. Якутск, с. 5—12.

Основные задачи изучения оленьих пастбищ. Магаданский оленевод, 27, с. 23—26. Природа и человек. В кн.: Берегите растительные богатства Якутии. Якутск, с. 3—7.

Путеводитель ботанической экскурсии в Северо-Восточную Якутию. XII Междунар. бот. конгр. Л., с. 1—37. (Совместно с Б. А. Юрцевым, В. И. Перфильевой, З. П. Савкиной).

Сезонная динамика надземной фитомассы некоторых растений субарктической тундры. В кн.: Ботанические исследования в Якутии. Якутск, с. 72—78. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой и А. И. Неуструевой).

Современная динамика тундровых экосистем. Тез. докл., представленных XII Междунар. бот. конгр., 3—10 июля 1975 г., Ленинград. Л., с. 176.

Состояние кормовой базы северного оленеводства и вопросы использования пастбищ диким северным оленем. В кн.: Дикий северный олень в СССР (Матер. I междуведом. совещ. по охране и рациональному использованию ресурсов дикого северного оленя). М., с. 68—79.

Фрагменты степной растительности на Северо-Востоке Якутии. В кн.: Биологические проблемы Севера. Бюлл. научн.-техн. инфор. Якутск, с. 14—15. (Совместно с В. И. Перфильевой).

1976. Оленеводство земного шара (проблемы экологии). В кн.: Биологические проблемы Севера. VII симпози. Зоология (тез. докл.). Петрозаводск, с. 6—8.

[Предисловие]. В кн.: Р у м я н ц е в В. В. Особенности использования зимних пастбищ чукотским оленем (харгин) в условиях Якутии. Якутск, с. 3—4.

Рационально использовать и бережно охранять пастбища. Магаданский оленевод, 28, с. 26—29.

Рациональные приемы использования и улучшения оленьих пастбищ и их охрана. В кн.: Повышение продуктивности северного оленеводства. М., с. 112—123.

Рекомендации по рациональному использованию оленьих пастбищ. М., 26 с.

Сезонная и погодная динамика запаса массы в субарктической тундре. В кн.: Биологические проблемы Севера. VII симпози. Ботаника (тез. докл.). Петрозаводск, с. 11—14. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой, А. И. Неуструевой).

Типы тундр Якутии. В кн.: Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. Якутск, с. 110—119. (Совместно с С. Ф. Нахабцевой и В. И. Перфильевой).

Улучшить структуру оленьего стада. Земля Сибирская, Дальневосточная, 7. Омск, с. 42—44. (Совместно с А. Д. Курилюк).

В. Д. Александрова, Р. П. Шелкунова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград,

Получено 14 VI 1977.

Научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Крайнего Севера,
Норильск.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.475.2

Świerk pospolity. *Picea abies* (L.) Karst. Red. S. Białobok. Warszawa, Państw. Wyd. Naukowe, 1977. 565 p., ill. (Polska Akad. Nauk. Inst. Dendrologii. Nasze drzewa leśne. Monografie popularnonaukowe, t. 5). Ель обыкновенная. (Наши лесные деревья, т. 5)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW). *PICEA ABIES* (L.) KARST. (OUR FOREST TREES, VOL. 5). 1977

В научно-популярной серии «Наши лесные деревья», издаваемой Институтом дендрологии Польской академии наук, вслед за томами, посвященными *Pinus silvestris* L., *P. cembra* L., *Taxus baccata* L. и видам рода *Populus* (о них уже была речь на страницах «Ботанического журнала»), вышел том, посвященный одной из важнейших лесных пород Польши — *Picea abies* (L.) Karst.

Еловые леса занимают в этой стране 7.7% общей лесной площади, уступая только сосне обыкновенной. Ель стоит на втором месте и по объему заготавливаемой древесины (12.7% общей массы). Это обстоятельство заставило редакторов серии с особенным вниманием отнестись к подготовке данного тома. При сохранении общего плана монографий, входящих в серию, в рецензируемой книге дано наиболее широкое описание, представлена наиболее всесторонняя характеристика вида. Большей полноте охвата вопроса способствовал также опыт, накопленный в Институте дендрологии ПАН при составлении предшествующих книг.

Открывается монография очерком А. Шродона, излагающим палеоботаническую историю ели на территории Польши, и обзором систематики вида, написанным Е. Сташкевичем. Вопросы внутривидовой изменчивости обсуждены С. Косенцким, морфология вида охарактеризована Т. Пшибыльским, анатомия и кариология — Алиной Хейнович. Несколько глав отведено вопросам физиологии ели: фотосинтезу, дыханию и водному режиму (Р. Шанявский, В. Желавский, Б. Вежбицкий), росту и развитию (В. Халупка), генеративному и вегетативному размножению (Б. Сушка), минеральному питанию (Х. Фобер). Генетика ели обыкновенной рассмотрена М. Гертыхом, общий очерк экологии дан З. Обминьским. Еловые леса низменных районов северо-восточной Польши описаны А. Червиньским, а ельники возвышенностей и гор — С. Мычковским. Обзор важнейших болезней ели представлен Р. Сивецким, а ее вредителей — З. Цапеким. Технические особенности древесины и возможности ее использования охарактеризованы А. Сурминьским. Завершает монографию глава, посвященная охране деревьев, написанная ее редактором С. Бялобоком.

Каждая глава снабжена английским резюме и списком литературы. В целом эти библиографические указатели содержат около 1300 названий, что существенно повышает информативность монографии.

Редакция серии высказывает уверенность, что издание книги будет способствовать дальнейшему развитию исследований, направленных на оптимизацию лесного хозяйства в ельниках, на лучшее использование этой породы в народном хозяйстве. В частности, речь идет о необходимости расширения селекционно-генетических работ с ценными расами ели, произрастающими в Свентокшиских горах, в Бескиде Шлэнском и в Беложежской пуще.

Пожелаем польским коллегам успешного продолжения работы над следующими томами серии «Наши лесные деревья». Можно не сомневаться, что они представят такой же интерес для советских ботаников, как и те, которые уже заняли место на полках наших библиотек.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 VII 1977.

УДК 58.032 : 581.14 : 581.5

Water and plant life. Problems and modern approaches. Ed. by O. L. Lange, L. Kappen, E.-D. Schulze. Berlin, Springer, 1976, S. I—XX, 1—536, 178 fig. (Ecological studies, 19). DM. 120. **Вода и жизнь растения. Проблемы и современные подходы.** Под ред. О. Л. Ланге, Л. Каппена, Э.-Д. Шульце. (Экологические исследования, 19).

D. V. LEBEDEV. (A. REVIEW)

Рецензируемая книга вышла в серии индивидуальных и коллективных монографий, носящей название «Экологические исследования. Анализ и синтез» и издаваемой Шпрингером с 1971 г. В 1971 г. в этой серии была опубликована одна книга, в 1973 г. — 5, в 1974 г. — 4, в 1975 г. — 7, в 1976 г. — 2. Они посвящены различным аспектам экологии, но, пожалуй, наибольшее внимание было уделено водному режиму растений. Эта проблема обсуждалась в монографиях «Физические аспекты почвенной воды и почвенных солей в экосистемах» (№ 4, 1973), «Ирригация в аридной зоне» (№ 5, 1973), «Методы изучения отношений растение—вода» (№ 9, 1974), «Растения в засоленных местообитаниях» (№ 15, 1975), а отдельные ее вопросы — в некоторых других. Повышенный интерес к проблеме «вода—растение» объясняется, с одной стороны, тем стимулирующим влиянием, которое оказало на ее решение применение современных биохимических и биофизических подходов, с другой — остротой практических вопросов, теснейшим образом связанных с этой проблемой.

Замысел настоящей коллективной монографии возник во время двух научных конференций, состоявшихся в сентябре 1974 г. в Вюрцбурге под эгидой Международной ассоциации физиологов растений и Немецкого ботанического общества. Тогда и были приглашены к участию в монографии авторы из многих стран. В книге опубликованы работы 49 ботаников из Австралии, Австрии, Израиля, Индии, Канады, Нидерландов, США, Таиланда, Франции, ФРГ, Чили и Швейцарии.

Цель книги — дать обобщенную картину наших знаний о значении воды для растений на всех уровнях их организации — от молекулярного до ценотического. В то же время это не систематическое изложение проблемы в целом. Особое внимание обращается на те ее аспекты, которые приобрели наибольшую актуальность и соответственно интенсивнее всего разрабатываются в последние годы.

В ряде случаев эти аспекты рассматриваются на примере конкретных исследований, осуществленных автором той или иной главы.

Но все же редакторы тома ставят свою работу в один ряд с трудами, ознаменовавшими собой определенные этапы в развитии данной проблемы. К ним они относят следующие книги: «Растение в отношении к воде» Н. Максимова (1929), «Гидратура растения» Г. Вальтера (1931), «Растение и вода» под редакцией О. Штоккера (1956), «Отношения растение—вода» Р. Слейтера (1967) и «Передвижение воды под контролем биохимических реакций» С. Левина (1974).

Принципом, объединяющим все многообразное содержание книги, состоящей из семи частей и 31 главы, является экологический подход к проблеме в целом.

Первая часть монографии посвящена физическим основам отношений вода—растение, причем больше всего места уделено тому, в каком состоянии находится вода в самом растении и в системе почва—растение—атмосфера.

Во второй части рассмотрены процессы поглощения воды корнями и ее подъема по растению.

Третья часть отведена транспирации и механизмам, ее регулирующим.

В четвертой части обсуждаются вопросы, связанные с водным стрессом — как прямым, так и косвенным. Здесь идет речь об ультраструктурных, биохимических и гормональных аспектах стресса.

Взаимоотношение водного режима с разными типами фотосинтетической фиксации CO_2 и анализ их адаптационного значения составляют содержание пятой части.

В шестой части анализируется значение водного режима для формирования биологической продуктивности растений и растительных сообществ.

В седьмой части на примерах изучения верхней границы леса в Альпах, конвергентной эволюции средиземноморской растительности и географии растительности Сахары показано влияние водного режима на географическое распространение растений.

Каждая часть открывается кратким введением, в котором суммируется содержание глав, входящих в данную часть, и показываются взаимоотношения ее и других частей. В конце этих предисловий и глав помещены списки цитированной литературы.

Книга снабжена указателем видов растений и предметным указателем.

В целом рецензируемая книга — фундаментальный труд, очень важный для широкого круга исследователей, работающих в ряде областей теоретической и прикладной ботаники, и заслуживающий перевода на русский язык.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VI 1977.

УДК 581.162.3 : 581.16 : 575.42

Frankel R., Galun E. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Berlin, Springer, 1977. S. I—XII, 1—281, 77 fig. (Monographs on theoretical and applied genetics, 2) DM. 60. Франкель Р., Галун Э. Механизмы опыления, размножение и селекция растений. (Монография по теоретической и прикладной генетике, 2)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

Первый том новой шпрангеровской серии генетических монографий, вышедший в 1975 г., был посвящен мейотическим конфигурациям. В рецензируемом втором томе, написанном двумя израильскими генетиками, в довольно сжатой форме изложено современное состояние проблемы механизмов опыления в самом широком смысле слова, причем рассматриваются они под углом зрения их значения в селекции растений.

В первой главе поэтому прежде всего представлены в общем плане основные селекционные аспекты проблемы, а затем обсуждаются способы размножения высших растений и вопросы экологии и динамики опыления.

Вторая глава посвящена автогамии — ее эволюционным аспектам и механизмам, а также использованию этих механизмов при селекции самоопыляющихся растений.

Третья глава, занимающая больше половины книги, отведена аллогамии. Здесь дается детальная картина структурных и функциональных особенностей полового размножения покрытосеменных и голосеменных растений, после чего рассматриваются механизмы, контролирующие пол и модифицирующие его проявление. Явлениям несовместимости и мужской стерильности посвящены последние разделы этой главы.

Список цитируемых работ насчитывает около 950 названий.

Монография снабжена предметным указателем.

Несмотря на отчетливо выраженную селекционную направленность книги, она представит большой интерес не только для селекционеров, но и для всех ботаников, занимающихся проблемой пола у растений, особенно процессами опыления, являясь в этом плане новейшей сводкой в мировой литературе.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 IX 1977.

УДК 581.9 (571.513)

Растительный покров Хакасии. Под редакцией А. В. Куминовой. 1976.
«Наука», Новосибирск, с. 1—424

E. P. M A T V E Y E V A. (A REVIEW). VEGETATION COVER OF KHA KASIA. 1976

Рецензируемая книга написана коллективом авторов, состоит из введения, 9 глав, списка флоры и литературы. Издание рассчитано на ботаников и других специалистов природоведческого профиля.

Во введении (с. 3—9), написанном А. В. Куминовой, сказано о местоположении автономной области Хакасии, особенностях ее природного комплекса, истории изучения края вообще и растительности в частности. Отмечается, что при исследовании растительного покрова авторами использованы маршрутные, детально-маршрутные и полустационарные геоботанические методы. Итогами работ явились крупномасштабная геоботаническая карта, геоботаническое районирование и характеристика всех типов растительности.

Глава I (10—39) «Природные факторы, определяющие структуру современного растительного покрова Хакасии» составлена А. В. Куминовой, Н. М. Чижиковой, М. Г. Танзыбаевым по литературным данным. Хакасия характеризуется как территория с различным рельефом — своеобразной Минусинской межгорной депрессией, резко поднимающимися вокруг предгорьями и горными хребтами, принадлежащими Западному Саяну и Кузнецкому Алатау Алтае-Саянской горной области. Отмечается сильная расчлененность рельефа. Климат резко континентальный с холодной зимой и жарким летом. В разных регионах сумма годовых осадков колеблется от 200 до 450 мм, из них 90 % выпадает с апреля по октябрь. Очень разнообразен почвенный покров — от солончаков и лёссовых отложений в Абакано-Енисейском междуречье до кислых песчаных галечников высокогорий. Широко распространены и карбонатные почвы.

Глава II (40—94) «Основные черты и закономерности растительного покрова» написана А. В. Куминовой. В ней освещаются флора, структура растительного покрова и его особенности, связь растительности с другими компонентами ландшафта, классификация растительности.

При рассмотрении флоры Хакасии упоминаются основные флористические источники, послужившие для ее анализа. Указывается, что флора содержит 1526 видов высших растений, относящихся к 471 роду и 90 семействам. Названы основные систематические группы и многовидовые семейства, составляющие 72.1% всей флоры. Из экологических групп преобладают мезофиты — 25.3%, гигрофиты — 11.7, мезоксерофиты — 11, ксеропетрофиты — 8.9, психрофиты — 7.9, ксерофиты — 6.3, галофиты — 6.1, мезогидрофиты — 6.1. Экологический спектр флоры близок к таковому Алтая. По группам географических ареалов выделяются евразийские — 32.5%, голарктические — 20.1, азиатские (североазиатские) — 19.5%, другие имеют подчиненное значение. Во флоре Хакасии насчитывается 85 алтае-саянских эндемов, в том числе 28 видов, распространенных в Приенисейских степях или только на территории Хакасии. Дается их перечень.

Структура растительного покрова рассматривается в сочетании с комплексом природных факторов. В Хакасии распространены фитоценозы, принадлежащие к степному, лесному, луговому, тундровому и бо отному типам. Они формируют мозаику растительного покрова. Имеются коренные и производные типы. Ярко проявляется вертикальная поясность. Выделяются пояса: высокогорный, таежный, подтаежный, лесостепной, степной. Дается характеристика растительности поясов с указанием их площади, перечнем типов и подтипов и основных формаций. Среди многочисленных иллюстраций имеются фрагменты карт растительности. Связь растительности с другими компонентами ландшафта отражена на комплексных профилях, показывающих рельеф, подстилающие горные породы, почвы, растительность, а иногда и микроклимат. Рассматриваются генетические группы растительности — неморальная черневая, таежная, горная лесостепная, монголо-сибирская степная, высокогорная, лугово-болотная. Заканчивается глава классификацией растительности. В ее основу положен принцип дискретности растительных объектов при наличии постепенных переходов между ними (т. е. относительной непрерывности растительного покрова). Автор отмечает, что существует много подходов к классификации растительности, но единой, общепринятой классификации пока нет. Он справедливо считает, что будущее за генетической классификацией, пока возможной лишь для очень немногих, хорошо изученных объектов. В своей классификации автор пользуется понятиями ассоциация, группа ассоциаций, формация, в основу которых положен принцип доминирования и содоминирования видов растений в сообществах с учетом характерных (индикаторных) видов и всего флористического состава. В конце главы приведена схема классификации, замечания по которой мы сделаем при рассмотрении луговой растительности.

Глава III (95—152) «Степи» составлена А. В. Куминовой, Г. А. Зверевой, Т. Г. Ламаиновой. В разделе «Основные черты развития и современной характеристики степей» рассматриваются островные степи Хакасии, характерные для Средней Сибири. Формирование растительности здесь подчинено как широтной зональности, так и вертикальной поясности.

По сообщению авторов, на обобщенной детальной карте растительности Хакасии ими выделено 40 подразделений степной растительности. Дан анализ флоры степей, насчитывающей 530 видов. Анализ их экологического спектра показывает, что господствующее положение занимают ксерофиты, мезоксерофиты, ксеропетрофиты, составляющие в сумме 70% общего состава. На втором месте стоят ксеропетрофиты — 23%, далее следуют мезофиты — 14%. Своеобразие Хакасским степям, несмотря на небольшое распространение, придают психрофиты (5%) и криофиты (1%). Для подвижных песков характерны псаммофиты (3%), а на солончаковых степях — галофиты (7%).

Имеется географический анализ флоры, показывающий обилие евразийских видов (34%). Преобладают же азиатские внетропические виды 45.7%, к центральноазиатской группе относится всего 11% видов, совсем

мало восточноазиатских и алтае-саянских. Эндемики Хакасии составляют 5.2% всей степной флоры. По литературным данным рассматривается формирование степной флоры. Классификация степей принята по В. В. Ревердатто.¹ Приводятся схема классификации и геоботаническая характеристика основных подразделений. Рассматриваются сезонное развитие и биологическая продуктивность степных фитоценозов и их хозяйственное использование.

Глава IV (153—216) «Леса» написана Ю. М. Маскаевым. Они занимают 28.3 тыс. км², или 46% площади области. Почти половину этой площади покрывают темнохвойные, преимущественно пихтовые, меньше — кедровые и очень мало — еловые леса. Местами, в нижних поясах гор, встречается лиственница, а по окраинам степей — сосновые леса. Там же распространены березняки из *Betula pendula*, а в поймах рек — из *Betula pubescens*. Осиновые леса характерны для Кузнецкого Алатау. Для верхней границы леса типичны березняки из *Betula tortuosa*. В лесостепи по долинам крупных рек встречаются участки тополя лавролистного. Далее дается характеристика лесов. Их флора насчитывает 641 вид — это преимущественно мезофиты (45.9%). Рассматриваются их жизненные формы, географическая принадлежность, распространение по вертикальным поясам. Затем характеризуются классы, группы формаций и формации лесного типа растительности.

Глава V (217—273) «Луга» написана А. В. Куминовой, Э. Я. Нейфельд, Г. Г. Павловой. Луга распространены во всех горных поясах и занимают местообитания от избыточно влажных до умеренно и временно недостаточно обеспеченных влагой. Они развиваются при суммах температур от 800 до 1800° за вегетационный период. Луга встречаются на разнообразных почвах: черноземах, черноземно-луговых, горно-луговых, лугово-болотных, серых лесных, дерново-подзолистых и солончаковых. Преобладают вторичные луга, первичные встречаются в высокогорном поясе, в долинах рек и в местах контактов со степной растительностью.

Флора лугов насчитывает 784 вида, по числу видов преобладают двудольные. Особенно много видов сложноцветных (109), злаков (98) и ситниковых (60), остальные семейства представлены 15—48 видами. Среди экологических групп преобладают мезофиты — 34.5%, меньше мезоксерофитов — 14, галофитов — 9 и психрофитов — 8.1%. Представители остальных групп очень малочисленны: псаммофиты — 0.1%, мезопсихрофиты — 5.2%.

Сравнивая луга Хакасии и Алтая, авторы указывают на то, что в первой относительно велик процент гигрофитных и галофитных лугов, «тогда как специфический гидрологический режим Алтая практически исключает наличие таких лугов» (с. 219).

С последним положением нельзя согласиться. Например, в Зайсанской котловине (южный Алтай) немало засоленных лугов, а гигрофильные луга встречаются во многих долинах крупных рек. В разделе «Классификация лугов» авторы, называя 5 классов формаций,² отмечают, что оксило-мезофитных или торфянистых лугов в Хакасии нет и что термин Шенникова «пустошные луга» целесообразно заменить термином «высокогорные». Термин пустошные луга ранее уже подвергался критике,³ он действительно неудачен, но и предложенный «высокогорные» луга ни о чем не говорит, кроме поясности. Среди высокогорных лугов могут быть как психрофитные и настоящие мезофитные, так и переходные между ними

¹ Ревердатто В. В. (1928). Приабаканские степи и орошаемые земли в системе р. Абакана (в пределах Минусинского и Хакасского округов Сибирского края). Изв. Томск. ун-та; Ревердатто В. В. (1954). Степи Хакасии. Изв. Всесоюз. геогр. об-ва, 86, 3.

² Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР. I.

³ Матвеева Е. П. (1960). Фитоценотическая классификация и производственная типология травянистой растительности сенокосов и пастбищ Советской Прибалтики. Тр. БИН АН СССР, III, 12. Геоботаника; Матвеева Е. П. (1967). Луга Советской Прибалтики. (Сравнительный анализ). «Наука», Л.

луговые сообщества. Кроме того, вводя в название новый, топографический признак, следовало бы тогда сказать, что ими в отличие от Шенникова дается иной принцип классификации, а именно топо-фитоценологический, который и проводится авторами, предлагающими также ввести подтипы пойменные и долинные, материковые или суходольные луга. В классификации не выдержано понятие «класс формаций»: то оно экологическое (галофитные и гликофитные луга), то топографическое — низкогорные и высокогорные луга.

Далее авторы дают обстоятельную характеристику выделенных категорий лугов разных типов — их флористического и экологического составов и других показателей структуры сообществ.

Отдельно рассматриваются луга как кормовые угодья. В Хакасии преобладают сенокосы (65.5% площади кормовых угодий), сенокос с которых составляет 1740 тыс. ц. Их средняя продуктивность — 13.9 ц/га. Указывается, что только мерами поверхностного улучшения можно повысить их продуктивность в 1.5—2 раза.

Глава VI (274—286) «Высокогорные тундры» написана В. П. Сидельниковым. Они занимают сравнительно небольшую площадь — около 5 тыс. км² на горных хребтах Западного Саяна и Кузнецкого Алатау. Флора тундр насчитывает 156 видов высших сосудистых растений: 3 вида сосудистых споровых, 2 голосеменных; 105 покрытосеменных двудольных и 46 однодольных. Среди них 125 видов многолетних травянистых растений, 23 вида кустарников, 7 кустарничков и полукустарничков и 1 вид однолетников. Состав флоры близок к алтайскому, но есть и специфические виды. Отмечается, что высокогорья еще недостаточно изучены, за исключением Западного Саяна.

Разнообразна флора лишайников, насчитывающая 180 видов. О мхах сведений не приводится. Выделяются группы формаций (мохово-лишайниковые, кустарниковые и травяно-кустарничковые высокогорные тундры), дается их краткая характеристика. Очень слабо освещена моховая сингузия, сказано лишь, что в ней преобладают *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi*.

Наиболее полно описаны лишайниковые тундры. Основными формациями кустарниковых тундр являются ерниковые (*Betula rotundifolia*) и рододендроновые (*Rhododendron aureum*), последняя отмечена лишь в Западном Саяне. Из травяно-кустарничковых тундр характерна дриадовая (*Dryas oxyodonta*). Реже встречаются травяные злаково-осоковые тундры. Большие площади занимают петрофитные (каменистые) тундры.

Все тундровые фитоценозы имеют простую одно-двухъярусную структуру и пятнистое (мозаичное) распределение видов растений.

Глава VII (287—308) «Фитоценозы других типов растительности» составлена А. В. Куминовой, Э. Я. Нейфельд и Г. Г. Павловой. Сообщается, что такие фитоценозы не занимают значительных площадей, но, по мнению авторов, без них характеристика растительного покрова была бы неполной.

Кустарниковая растительность насчитывает 92 вида растений. Кустарниковые формации распределены по всем горным поясам и контактируют с разными типами растительности. На основании того, что кустарники в Хакасии распределены фрагментарно, высказывается мысль, что едва ли можно говорить о кустарниковом типе растительности, с чем, однако, нельзя согласиться. Тип растительности определяется жизненной формой, в данном случае кустарников, следовательно, он представлен и в Хакасии. То, что он экологически и генетически не однороден, не исключает признания его как типа. В Хакасии он встречается фрагментами, а в ряде горных систем формирует хорошо прослеживающийся горный подпояс, как, например, розариевый (*Rosa spinosissima*) и некоторые *Spiraea* на Южном Алтае. Ярко выраженный подпояс кустарников Южного Алтая постепенно выклинивается к северо-востоку (в Саянах), но довольно далеко прослеживается (в другом видовом составе) на юго-запад от него. В ряде случаев это вызвано его уничтожением, а не естественным сокращением ареала.⁴

Несомненно, в Хакасии фрагментарное распространение кустарников, особенно в полосе, примыкающей к степям, обусловлено антропогенными факторами.

Далее авторами кратко описываются кустарниковые формации, состоящие из *Athraunhaxis frutescens*, *Spiraea trilobata*, *Caragana splendens*, *Rosa acicularis*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Spiraea media*, *Caragana arborescens*, *Lonicera tatarica* и др.

Для речных долин характерен свой набор видов, главным образом *Salix*, *Ribes*, *Myricaria*, *Alnus*, *Populus*, *Dasiphora*.

Водная и болотная растительность насчитывает 54 вида цветковых растений-гидрофитов (*Potamogeton*, *Typha*, *Sparganium*, *Sagittaria* и др.), широко распространенных и на других территориях.

Болота слабо распространены в области и представлены исключительно низинным типом.

Солончаковая растительность встречается в депрессиях степной Хакасии. Она формируется 50 видами. Основными эдификаторами являются представители семейств *Chenopodiaceae*, реже *Compositae* и *Gramineae*.

Рассматриваются особенности солевого режима почв под различными группировками солончаковой растительности.

Уделено внимание сорной и залежной растительности. Сорная флора представлена 170 видами.

Кроме того, полевые исследования авторов сборника дополнили литературные сведения о флоре и типологическом составе залежей, их распространении, структуре, продуктивности и хозяйственной ценности. Во флоре залежей насчитывается 130 видов. Наибольшим числом представлены следующие семейства: сложноцветные — 28, злаковые — 21, розоцветные и бобовые — по 14, губоцветные — 9. Преобладают мезофиты (44%), довольно много ксерофитов (18%), мезоксерофитов и ксеромезофитов (28%). В целом мезофиты и ксерофиты с их промежуточными категориями занимают равное положение (44 и 46%), что вполне закономерно, так как полевые земли и залежи в основном приурочены к степным и остепненным депрессиям и низкогорьям (предгорьям). Отмечается, что, согласно В. В. Ревердатто и В. П. Голубинцевой,⁵ на залежах Хакасии (по приабаканским степям) ускоренные сукцессии имеют свои особенности по сравнению с европейскими, где восстановительные процессы протекают более медленно.

Глава VIII (309—367) «Геоботаническое районирование» написана А. В. Куминовой и Ю. М. Маскаевым. Первый раздел посвящен истории геоботанического и природного районирования Хакасии. Отмечается, что в настоящее время нет единства в методах и принципах районирования, в наименованиях выделяемых единиц. Приводятся деления территории Хакасии, предложенные разными авторами, начиная с 1931 по 1968 г.⁶ Не приводя критического анализа ранее предложенных схем, авторы дают свое дробное районирование, основанное на материалах последних детальных исследований и принципах, принятых ранее А. В. Куминовой для Алтая и правобережья Енисея.⁷

В Хакасии авторы выделяют три геоботанические провинции: Минусинскую котловину, Западные Саяны и Кузнецкое нагорье, каждая из которых выходит за границы области. Провинции делятся на округа и в ряде

⁴ Матвеева Е. П. (1940). Основные богатства Алтая и Саян, Природа, 9; Матвеева Е. П. (1951). Геоботаническое районирование Восточно-Казахстанской области (Рудный Алтай). Тр. БИН АН СССР, III, 7. Геоботаника.

⁵ Ревердатто В. В., В. П. Голубинцева. (1930). Сорная растительность орошаемых и неорошаемых полей и залежей южносибирских степей.

⁶ Ревердатто В. В. (1931). Растительность Сибирского края (опыт дробного районирования). Изв. геогр. об-ва, 63, 1; Назимова Д. И. (1968). Лесорастительное районирование Западного Саяна. Лесоведение, 1.

⁷ Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая; Куминова А. В. (1971). Основные итоги изучения растительного покрова правобережья Енисея. В кн.: Растительность Правобережья Енисея.

случаев на районы. Наиболее полная геоботаническая характеристика дается по округам.

Описание растительности иллюстрируется диаграммами структуры растительного покрова, экологического состава и географического спектра флоры, отдельных типов растительности и сообществ, почв, а также ландшафтов. Предложенное районирование и характеристика растительности округов могут быть использованы в разнообразных направлениях.

Глава IX (368—376) «Некоторые вопросы использования и охраны растительного мира» написана А. В. Куминовой. В ней затронут ряд злободневных вопросов и указаны пути преодоления трудностей в использовании и охране природных богатств Хакасии.

Далее (377—416) приводится список флоры Хакасии по экологическим группам, фитоценозам и провинциям. Список литературы (417—422) состоит из 148 названий.

Рецензируемая книга внесла новое в познание еще одного малоизученного до настоящего времени региона Сибири. В ней дана детальная и обобщенная характеристика природных условий, растительного покрова и растительных богатств, указаны задачи их рационального использования и охраны.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

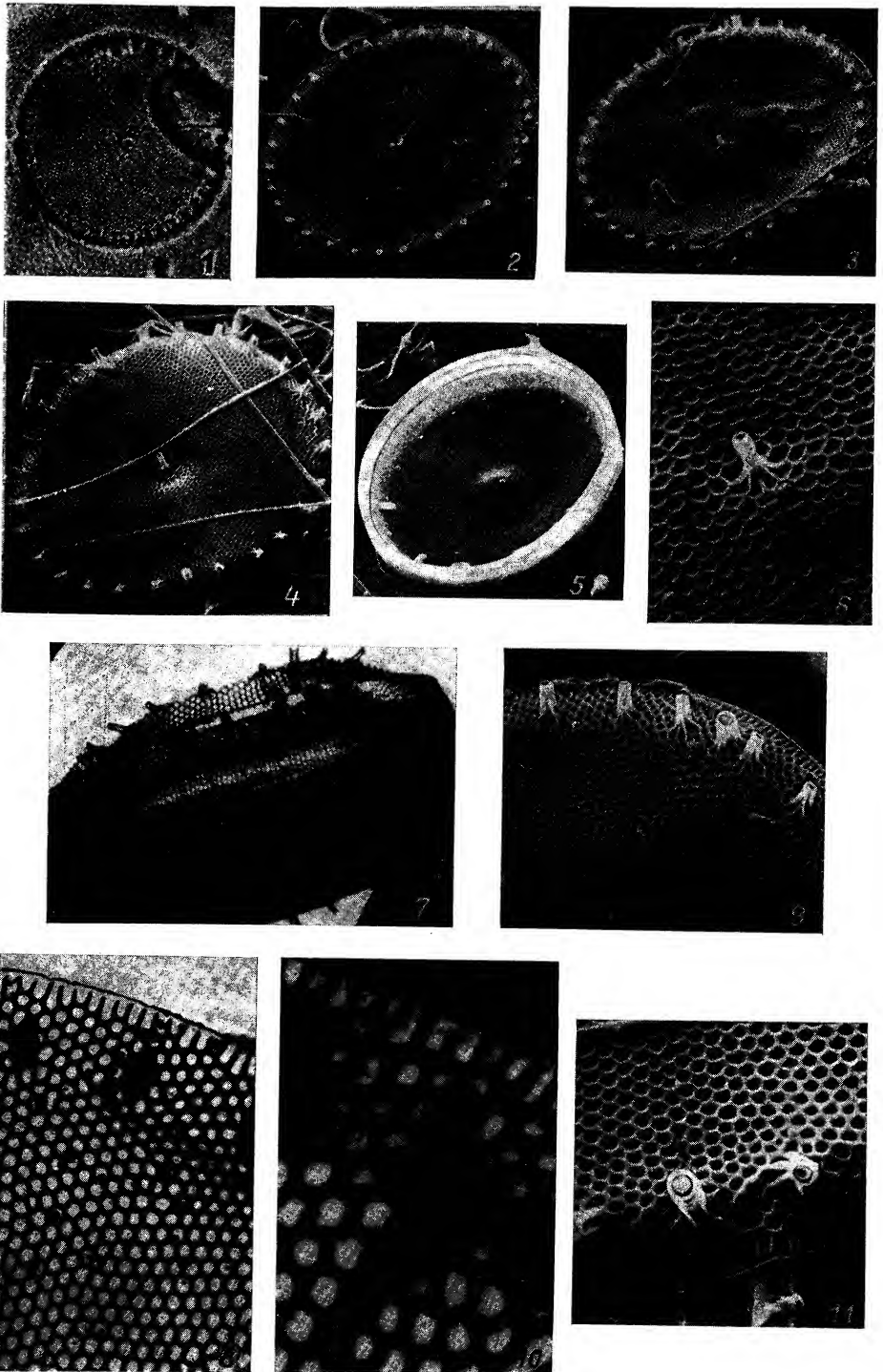
Получено 28 I 1977.

February, 1978

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

C O N T E N T S

	Page
T. V. Shulkina. Life forms in <i>Campanulaceae</i> Juss., their geographical distribution and connection with taxonomy	153
T. A. Glagoleva, A. T. Mokronosov, O. V. Zalensky. The effect of oxygen on photosynthetic metabolism of C^{14} in desert plants	170
V. A. Vereshchagina. Study of the gynodioecy in <i>Echium amoenum</i> (<i>Boraginaceae</i>). 1. Flowering and pollination	183
REPORTS	191
S. A. Dyrenkov. Variability of some morphological characters in hybrid populations of spruce <i>Picea abies</i> (L.) Karst. $\times$ <i>Picea obovata</i> Ledeb. on Veps elevation. (191). — N. V. Voronkina. Early ontogenetic stages of lateral root development and their significance for the understanding of the evolution of root histogenesis. (205). — T. N. Uljanova. Weed-field flora of the Sakhalin. (214). — I. V. Makarova. New data on the study of the genus <i>Thalassiosira</i> Cl. (<i>Bacillariophyta</i>) from Atlantic ocean. (202). — L. K. Krasavina. Interesting records of fossil <i>Charophyta</i> from Eastern Siberia. (226). — A. V. Dombrovskaya. On the species differences of the lichen genus <i>Lasalia</i> Mérat emend. Llano (<i>Umbilicariaceae</i>). (233). — P. P. Gritsenko. Nomenclature and distribution of the Far-Eastern species <i>Smilax maximowiczii</i> Koidz. (<i>Liliaceae</i>). (244). — E. V. Dorogostaiskaya. On the anthropophilic flora of Chukotka. (246). — N. I. Rubtsov, G. A. Kupatadze. <i>Fumana thymifolia</i> — a new species in the flora of the U.S.S.R. (254). — R. A. Udalova. Morphological analysis of some cushion-shaped cactuses. (256). — V. I. Polonsky, G. M. Lisovsky. Anatomo-morphological description of wheat plants under high intensities of photosynthetically active radiation (PAR) in light culture. (263). — O. B. Mikhalevskaya. On the role of vascular bundle sheath in the leaves of <i>Zea mays</i> L. (<i>Poaceae</i>). (269).	
SURVEY OF ARTICLES	272
L. I. Savich-Lyubitskaya. Leafy mosses of Eastern Antarctic region. (272).	
ANNIVERSARIES	291
V. D. Alexandrova, R. P. Shchelkunova. Vladimir Nikolaevich Andreev. (Towards the 70th birthday). (291).	
REVIEWS	295
D. V. Lebedev. (A review). <i>Picea abies</i> (L.) Karst. (Our forest trees, vol. 5). 1977. (295). — D. V. Lebedev. (A review). Water and plant life. Problems and modern approaches. (Ecological studies, 19). 1976. (296). — D. V. Lebedev. Frankel R., Galun E. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. (Monograph on theoretical and applied genetics, 2). 1977. (297). — E. P. Matveyeva. (A review). Vegetation cover of Khakasia. 1976. (298).	



Т а б л и ц а I

Thalassiosira concaviuscula Makar.

1 — створка, $\times 1000$; 2—4 — различные створки и их структура с наружной поверхности (2 — $\times 1000$, 3 — $\times 1400$, 4 — $\times 1500$); 5 — структура створки с внутренней поверхности, $\times 1500$; 6 — центральный подпертый вырост и форма ареол, вид снаружи, $\times 5000$; 7 — панцирь, вид с пояса, $\times 3200$; 8, 9 — часть створки с краевыми подпертыми выростами, среди которых отчетливо выделяется щелевидный вырост 9 (8 — $\times 7000$, 9 — $\times 3000$); 10, 11 — щелевидный вырост и структура загиба створки, вид снаружи (10 — $\times 12\,000$, 11 — $\times 5000$).
1 — СМ; 7, 8, 10 — ТЭМ; 2—6, 9, 11 — СЭМ.

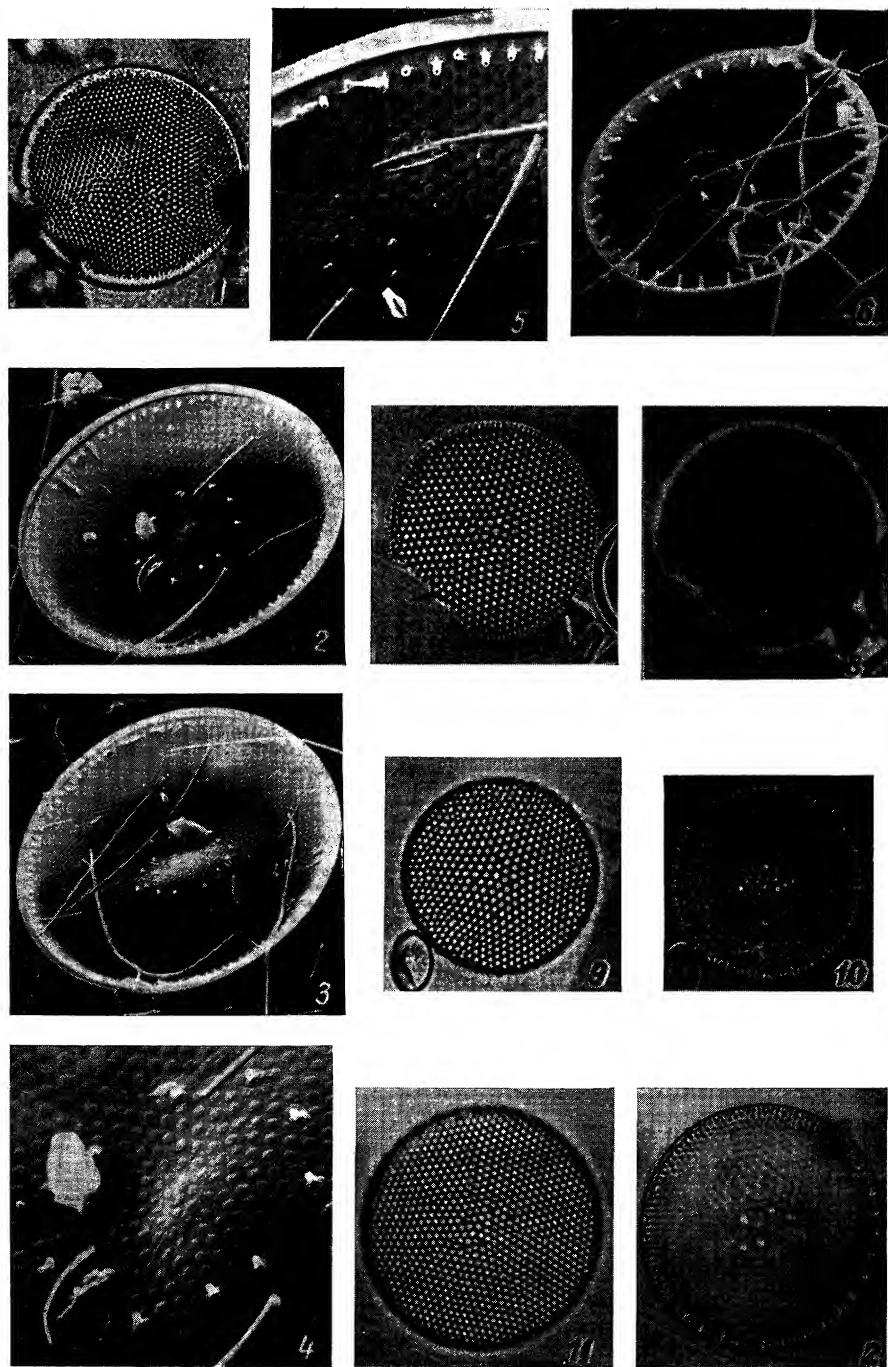
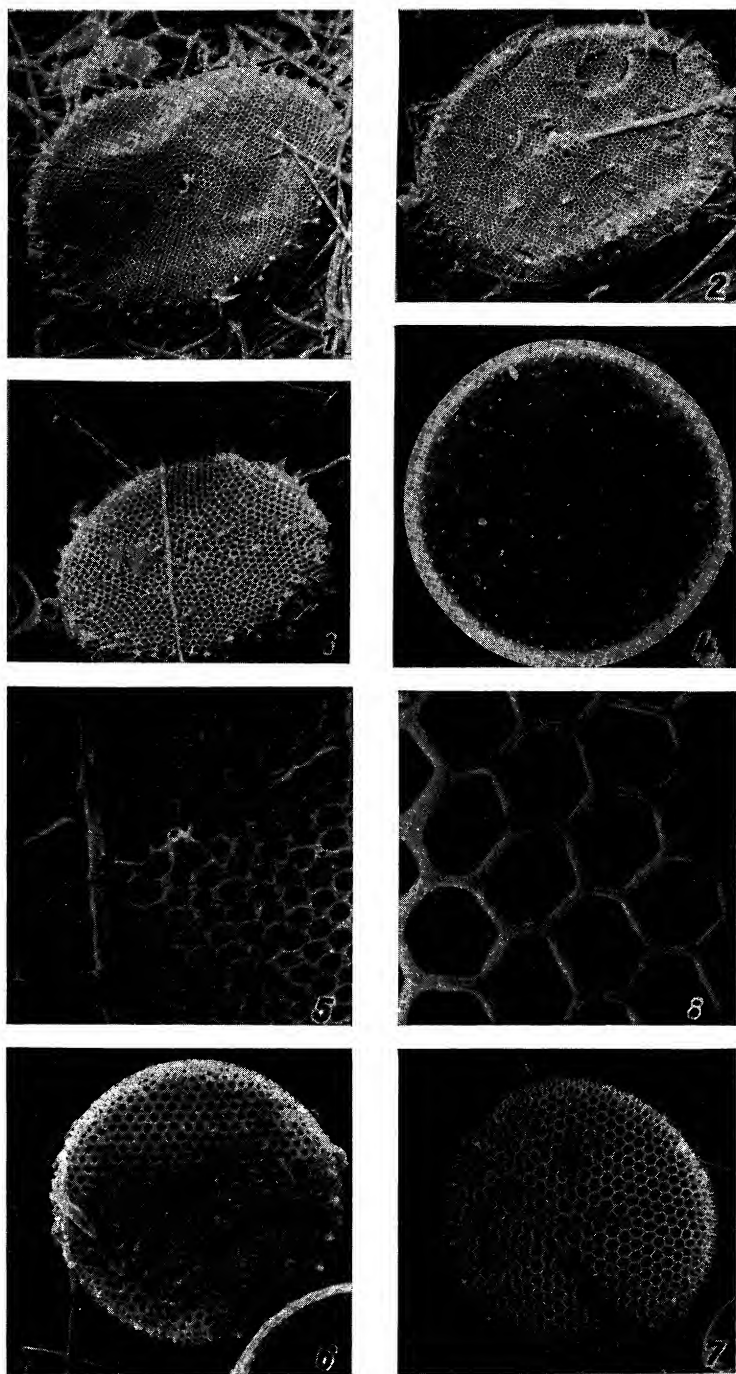


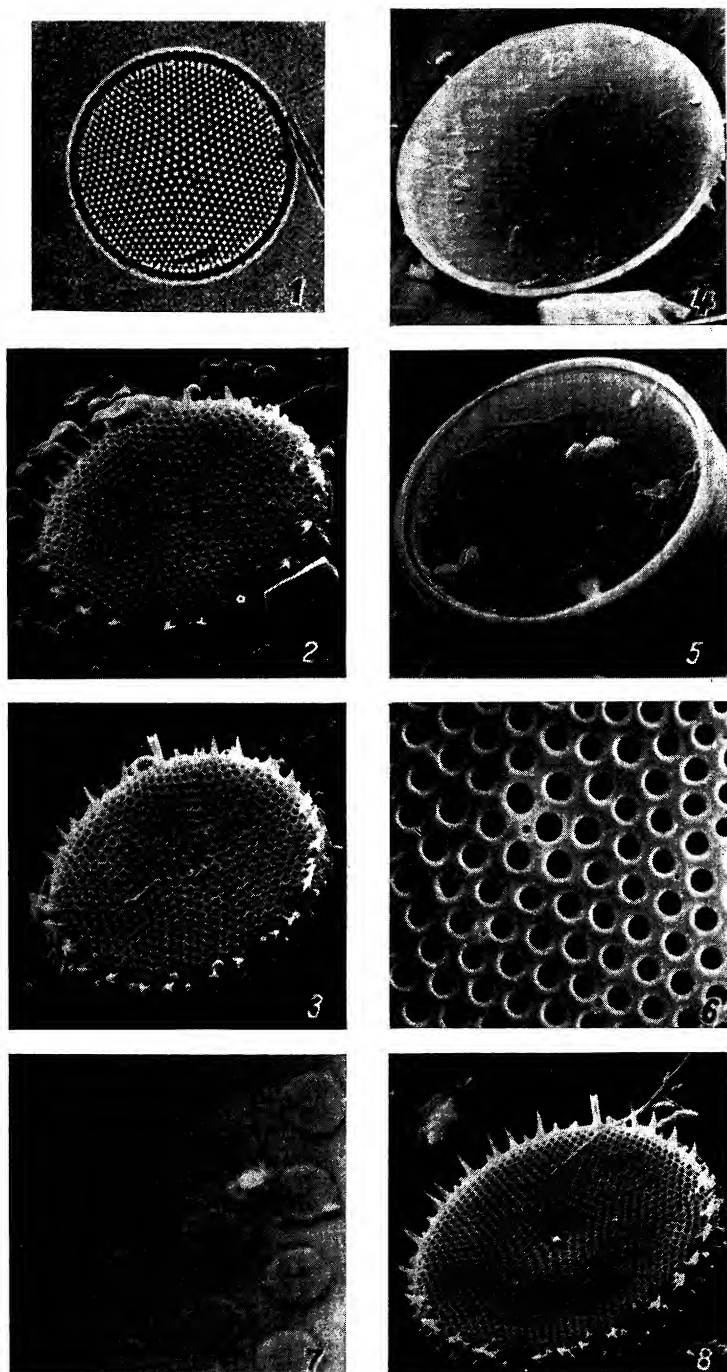
Таблица II

1—5 — *Thalassiosira plicata* Schrader (?): 1 — створка, $\times 1000$; 2, 3 — структура створок с внутренней поверхности, $\times 900$; 4 — кольцо центральных подпертых выростов, вид с внутренней стороны, $\times 3000$; 5 — часть створки с внутренней стороны, видны краевые подпертые выросты и щелевидный вырост, расположенный на середине радиуса, $\times 3000$; 6—12 — *Thalassiosira poro-irregularata* Hasle et Heimdal: 6 — структура внутренней поверхности створки, видны три центральных и кольцо краевых подпертых выростов, а также щелевидный вырост близ центральной части створки, $\times 1200$; 7, 8 — створка в разных фокусах с двумя подпертыми выростами в центре; 9, 10 — створка в разных фокусах с тремя подпертыми выростами в центре; 11—12 — створка в разных фокусах с четырьмя подпертыми выростами в центре (7—12 — $\times 1000$).
1, 7—12 — СМ; 2—6 — СЭМ.



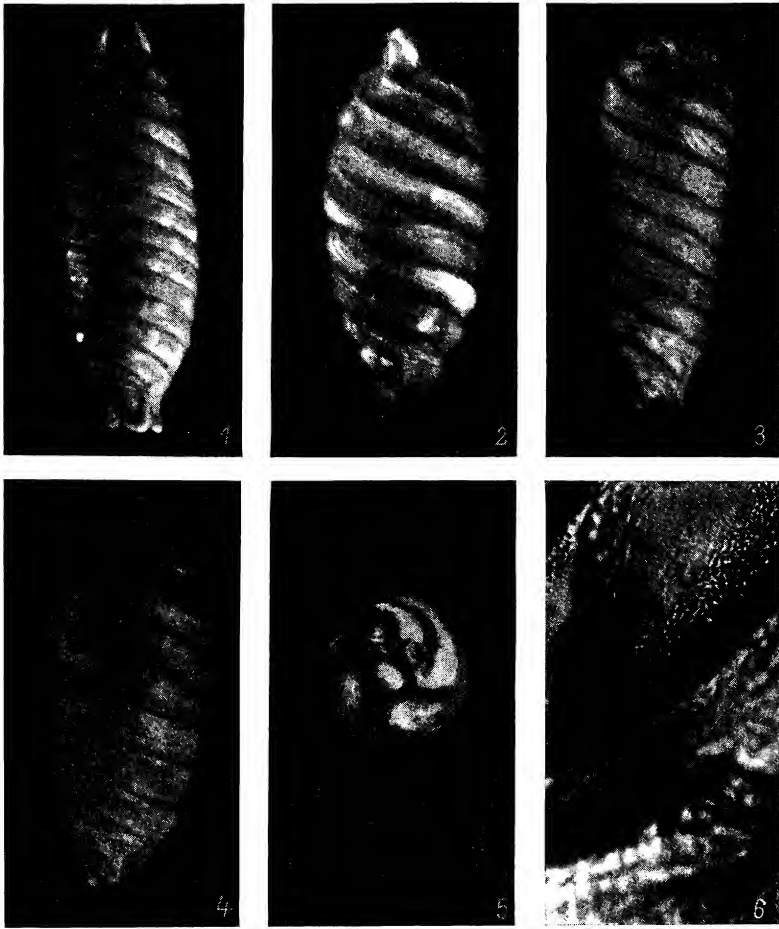
Т а б л и ц а III

1—5 — *Thalassiosira mendiolana* Hasle et Heimdal: 1—3 — различные створки и их структура с наружной поверхности (1 — $\times 1400$, 2 — $\times 1300$, 3 — $\times 1500$); 4 — структура створки с внутренней поверхности ($\times 1400$); 5 — центральный подпертый вырост, вид с наружной поверхности створки ($\times 5000$); 6—8 — *Thalassiosira oestrupii* (Ostf.) Hasle: 6, 7 — структура створок с наружной поверхности ($\times 1500$); 8 — ареолы, виден внутренний крибрум, $\times 10\,000$.
1—8 — СЭМ.



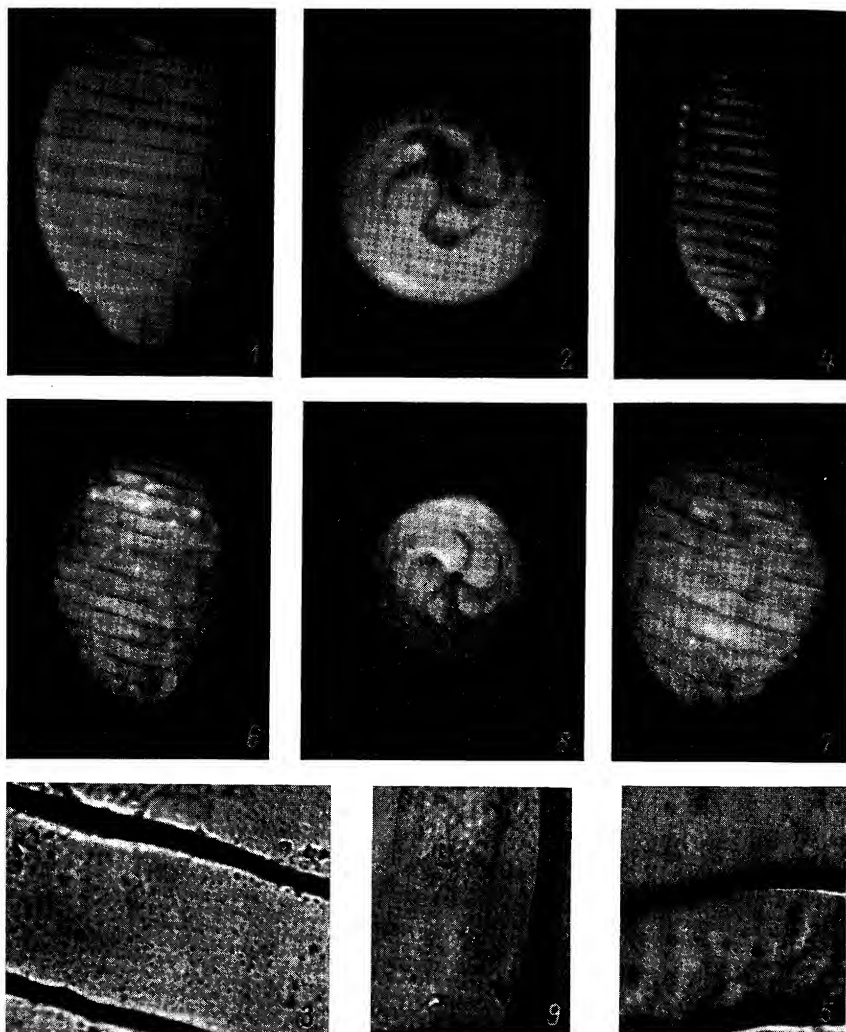
Т а б л и ц а IV

1—7 — *Thalassiosira excentrica* (Ehr.) Cl.: 1 — створка, $\times 1000$; 2, 3 — структура створок с наружной поверхности (2 — $\times 1300$, 3 — $\times 1500$); 4 — структура створки с внутренней поверхности, $\times 1200$; 5 — створка с внутренней поверхности и двумя вставочными ободками; 6, 7 — центральный подергнутый вырост: 6 — вид с наружной поверхности створки $\times 10\ 000$; 7 — вид с внутренней поверхности створки, $\times 10\ 000$; 8 — *Thalassiosira* sp. — структура створки, $\times 1400$, 1 — СМ; 2—8 — СЭМ,



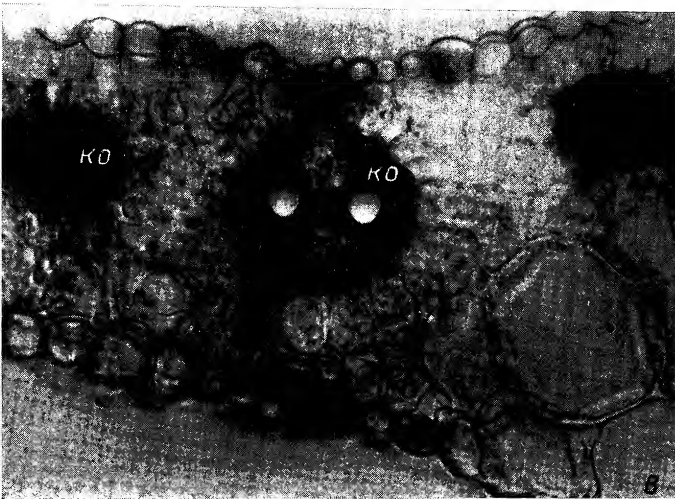
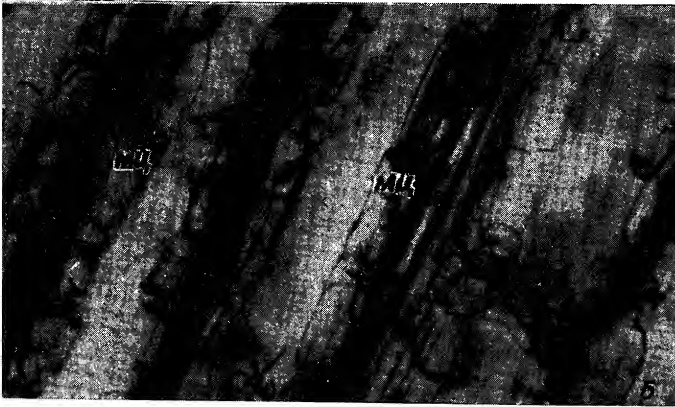
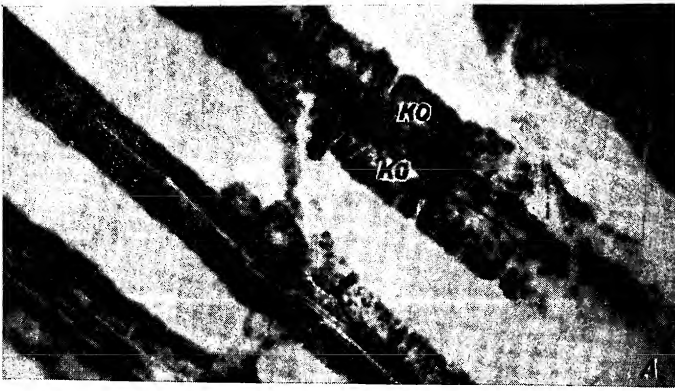
Т а б л и ц а I

Amphorochara grammastii Krassav.: 1—4 — внешний вид гиругонитов: 1 — голотип, вид сбоку; 2—4 — паратипы, вид сбоку; 5 — паратип, вид сверху; 6 — структура оболочки ооспоры. (1—5 — $\times 46$; 6 — $\times 450$).



Т а б л и ц а II

1—3 — *Chara angarica* Krassav. f. *angarica*: 1 — голотип, вид сбоку; 2 — голотип, вид сверху; 3 — структура оболочки ооспоры; 4, 5 — *Ch. angarica* f. *tenera* Krassav.: 4 — голотип, вид сбоку; 5 — структура оболочки ооспоры; 6—9 — *Ch. palaeofragilis* f. *ornata* Krassav.: 6 — голотип, вид сбоку; 7 — паратип, вид сбоку; 8 — голотип, вид сверху; 9 — структура оболочки ооспоры (1, 2, 6—8 — $\times 45$; 3, 5, 9 — $\times 450$).



Пластинка первого листа 10—12-дневного проростка кукурузы с мицелием *Ustilago maydis*.

А — срез обработан раствором Люголя, клетки оболочки проводящих пучков выглядят черными благодаря большому количеству крахмала; Б — для выявления мицелия срез окрашен метиленовым синим с дифференцировкой в подкисленном спирте, скопления мицелия преимущественно в клетках оболочки проводящих пучков; В — поперечный срез участка листовой пластинки, прилегающего к галлу, на втором листе двухнедельного растения, зараженного *Ustilago maydis*; клетки оболочки забиты крахмалом.

ко — клетки оболочки, мц — мицелий.

	Стр.
Т. В. Шулякина. Жизненные формы в семействе <i>Campanulaceae</i> Juss., их географическое распространение и связь с таксономией	153
Т. А. Глаголева, А. Т. Мокронос, О. В. Заленский. Влияние кислорода на фотосинтетический метаболизм C^{14} у пустынных растений	170
В. А. Верещагина. Изучение гинодии у <i>Echium amoenum</i> (<i>Boraginaceae</i>). 1. Цветение и опыление	183
СООБЩЕНИЯ	191
С. А. Дыренков. Изменчивость некоторых морфологических признаков в гибридных популяциях ели <i>Picea abies</i> (L.) Karst. $\times$ <i>Picea obovata</i> Ledeb. на Вепсовской возвышенности. (191). — Н. В. Воронкина. Ранние стадии онтогенетического развития бокового корня и их значение для понимания эволюции гистогенеза корня. (205). — Т. Н. Ульянова. Сорно-полевая флора Сахалинской области. (214). — И. В. Макарова. Новые данные к изучению видов рода <i>Thalassiosira</i> Cl. (<i>Bacillariophyta</i>) из Атлантического океана. (222). — Л. К. Красавина. Интересные находки ископаемых харовых водорослей из Восточной Сибири. (226). — А. В. Домбровская. О видовых различиях лишайников рода <i>Lasallia</i> Mérat emend. Llano (<i>Umbilicariaceae</i>). (233). — П. П. Гриценко. О номенклатуре и распространении дальневосточного вида <i>Smilax maximowiczii</i> Koidz. (<i>Liliaceae</i>). (244). — Е. В. Дорогостайская. К познанию антропофильной флоры Чукотки. (246). — Н. И. Рубцов, Г. А. Купатадзе. <i>Fumana thymifolia</i> — новый вид флоры СССР. (254). — Р. А. Удалова. Морфологический анализ некоторых подушковидных кактусов. (256). — В. И. Полонский, Г. М. Лисовский. Анатомо-морфологическая характеристика растений пшеницы при высоких интенсивностях фотосинтетически активной радиации (ФАР) в светокультуре. (263). — О. Б. Михалевская. О роли обкладки проводящих пучков в листьях <i>Zea mays</i> L. (<i>Poaceae</i>). (269).	
ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ	272
Л. И. Савич-Любичка. Листостебельные мхи восточной Антарктиды. (272).	
ЮБИЛЕИ И ДАТЫ	291
В. Д. Александрова, Р. П. Щелкунова. Владимир Николаевич Андреев. (К 70-летию со дня рождения). (291).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	295
Д. В. Лебедев. (Рецензия). Ель обыкновенная. (Наши лесные деревья, т. 5). 1977. (295). — Д. В. Лебедев. (Рецензия). Вода и жизнь растения. Проблемы и современные подходы. (Экологические исследования, 19). 1976. (296). — Д. В. Лебедев. Франкель Г., Галун Э. Механизмы опыления, размножение и селекция растений. (Монография по теоретической и прикладной генетике, 2). 1977. (297). — Е. П. Матвеева. (Рецензия). Растительный покров Хакасии. 1976. (298).	

1 р. 50 к.

**Индекс
70056**

Ботанический журнал, 1978, т. 63, 2, 153—312